

ÜBER DIE WIRKUNG VON DUFTSTOFFEN UND POLLEN-
EXTRAKTEN AUF DAS SAMMEL- UND WERBEVERHALTEN
HÖSELNDER BIENEN (APIS MELLIFICA L.)

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Philipps-Universität Marburg/Lahn

vorgelegt von
Herbert Hohmann
aus Marburg/Lahn

Marburg/Lahn 1967

1968

ÜBER DIE WIRKUNG VON DUFTSTOFFEN UND POLLEN-
EXTRAKTEN AUF DAS SAMMEL- UND WERBEVERHALTEN
HÖSELNDER BIENEN (APIS MELLIFICA L.)



Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Philipps-Universität Marburg/Lahn

vorgelegt von
Herbert Hohmann
aus Marburg/Lahn

Marburg/Lahn 1967



Von der Naturwissenschaftlichen Fakultät der
Philipps-Universität Marburg/Lahn als

Dissertation angenommen am 22.1.1968

Tag der mündlichen Prüfung am 31.1.1968

Berichterstatter : Prof. Dr. Lüdtké

Mitberichterstatter : Prof. Dr. Koecke

Inhalt

A	Einleitung, Fragestellung	1
B	Material und Methoden der Hauptversuche	6
	1. Zellulose als Pollensurrogat	6
	2. Flugraum	7
	3. Beobachtungsstock	7
	4. Proteinnahrung	8
	5. Pollenfreie Aufzucht	9
	6. Pollenextrakte	10
	7. Duftstoffe	13
	8. Duftstärke	14
	9. Dressur auf Zellulosepulver	16
	10. Versuchsanordnung und Protokollierung	20
	11. Quantitative Auswertung	26
	12. Herkunft der Bienen	32
C	Ergebnisse	32
	I Kennzeichen der einzelnen Stufen der Werbeintensität	32
	II Versuche mit ätherischen Ölen	37
	a) Wirkung ätherischer Öle auf das Werbeverhalten	37
	1. Vergleich der Phasen a und b	37
	2. Phase c	40
	b) Wirkung ätherischer Öle auf die Sammelintensität; Vergleich des zeitlichen Verlaufs von Sammel- und Werbeintensität	43
	c) Orientierung nach dem Duft der Zellulose	49
	III Versuche mit Pollenextrakten	54
	a) Wirkung von Erlenpollenextrakt auf die Sammelintensität	55
	b) Wirkung von Erlenpollenextrakt auf die Werbeintensität	58
	c) Änderung der Extraktkonzentration	63

d)	Versuche mit anderen Pollenarten (Haselpollen, Mischpollen, Kiefern- pollen)	65
e)	Versuche mit pollenfrei aufgezoge- nen Bienen	69
f)	Anhang: Vorversuche zur Frage der Sinnesqualität bei der Wahrnehmung der attraktiven Komponenten im Pollen	74
D	Diskussion	79
E	Zusammenfassung	91
F	Literatur	93

A E i n l e i t u n g

Beim Sammeln an Blüten orientiert sich die Honigbiene außer an der Blütenfarbe hauptsächlich am Duft der Kronblätter und anderer Blütenteile. Sie bringt dann mit der Nahrung und an der Cuticula (v.FRISCH 1923, STEINHOFF 1948, SHAPOSHNIKOVA 1959, DIRSCHIEDL 1960) den Blütenduft in den Stock und veranlaßt mit ihren Werbetänzen die nachfolgenden Bienen, draußen nach diesem Duft zu suchen. Die Kenntnis dieser Zusammenhänge verdanken wir v.FRISCH (1923 ff., Gesamtdarstellung 1965).

Der Blütenduft dient nicht nur als Orientierungshilfe für blütenstete Sammler und angeworbene Neulinge. Er wirkt auch unmittelbar anlockend auf Suchbienen, die neue Futterquellen auskundschaften. Das gilt für den Duft ätherischer Öle ebenso wie für "natürlichen" Blütenduft (v.FRISCH 1919, 1923, zu OETTINGEN-SPIELBERG 1949, BUTLER 1951, LINDAUER 1952).

Nach LINDAUER (1948) kann der Blütenduft die Sammlerinnen zu Werbetänzen stimulieren: Für eine duftende Zuckerlösung wird intensiver geworben als für eine duftlose. KASCHEF (1957) stellte für eine größere Zahl von ätherischen Pflanzenölen eine die Tänze auslösende und deren Intensität steigernde Wirkung fest.

LINDAUER und KASCHEF untersuchten die Wirkung von Duftstoffen auf Nektarsammler bzw. Zuckerwasser-Sammler. Außer dem Nektar, der als Kohlenhydratnahrung dient,

tragen die Bienen ein protein- und vitaminreiches Blütenprodukt ein: den Pollen. - Häufig sammelt eine Biene Nektar und Pollen gleichzeitig. Nicht selten werden beide Nahrungsmittel aber auch getrennt von solchen Trachtbienen eingetragen, die für eine gewisse Zeit auf Nektar oder Pollen spezialisiert sind (GERSTUNG 1921, RÖSCH 1925, PARKER 1926, BUTLER 1949, LINDAUER 1952, PERCIVAL 1947, FREE 1963, 1965, 1967). Während Nektar und Zuckerwasser von den Bienen beim Sammeln mit Hilfe des Saugrüssels in die Honigblase aufgenommen werden, wird der Pollen als feste, oft pulvrig-trockene Substanz durch komplizierte Bewegungen der Mundwerkzeuge und aller 3 Beinpaare an der Außenseite der Hintertibien als "Höschen" befestigt. Der Sammelvorgang, "Höseln" genannt, ist von SLADEN (1911, 1912), CASTEEL (1912), v. BUTTEL-REEPEN (1915), PARKER (1926), BELING (1932), HODGES (1952) u.a. analysiert und beschrieben worden.

Mit Pollensammlern hat LINDAUER (1948) nur wenige Versuche gemacht und läßt die Frage offen, ob auch ihre Werbeaktivität durch Duftstoffe gesteigert werden kann. - Daß auch die Pollensammler den Duft beachten und zwar spezifisch den Duft des Pollens, zeigte v. FRISCH (1923) mit folgendem Versuch: Er ließ eine Schar Pollensammler an Rosen sammeln, eine andere an Glockenblumen. Dann entfernte er aus beiden Blütenarten die Staubgefäße und setzte sie überkreuz wieder ein: Rosenstaubgefäße in Glockenblumen und umgekehrt.

Bienen, die Rosenpollen-Hörschen aus Glockenblüten in den Stock brachten und tanzten, veranlaßten nun ihre Nachläuferinnen zum gewohnten, aber jetzt leeren Rosenplatz zu fliegen; das ist ein Hinweis darauf, daß die Pollensammler den Eigenduft des Pollens beachten und ihn stärker bewerten als den der Kronblätter. Daß sich der Duft des Pollens qualitativ und quantitativ von dem der Kronblätter unterscheidet, berichten v. FRISCH (1923), v. FRISCH u. RÖSCH (1926), PORSCH (1954) v. AUFSESS (1960) für eine größere Zahl untersuchter Pflanzenarten.

Andererseits ist unter besonderen Umständen der Pollenduft für die Auslösung der Sammelbewegungen nicht notwendig. Jeder Imker weiß, daß die Bienen bei mangelnder Pollentracht eiweißhaltige Pollen-Ersatzmittel höseln. Nach v. BUTTEL-REEPEN (1900) tragen sie auch ganz unphysiologische Substanzen wie Sägemehl, Ziegel- und Scheunenstaub, Ruß und ähnliches ein, wenn diese Stoffe nur eine staubartige Konsistenz besitzen (s. auch v. FRISCH u. RÖSCH 1926, LINDAUER 1948, LOUVEAUX 1958). Voraussetzung für dieses "unnatürliche" Sammelverhalten ist, daß im Bienenvolk akuter Pollenmangel herrscht. Bei reichlicher Pollentracht nehmen die Bienen die genannten Substanzen ebensowenig wie eiweißhaltige Pollen-Ersatzmittel an. Ein weiterer Faktor für die Senkung der Annahmeschwelle und die Steigerung der Sammelaktivität - auch bei Pollen selbst - ist das Vorhandensein von Brut und

Jungbienen (LOUVEAUX 1958, FREE 1967, vgl. S. 86 f). Wenn am Futterplatz Sojamehl und Haselpollen oder Sojamehl und ein Pollengemisch miteinander konkurrieren, sind Sammel - wie Werbeintensität und Zahl der Sammler am Pollenplatz größer als beim Sojamehl (WAHL 1954).

LOUVEAUX (1958), Marie F. HÜGEL (1962) und TABER (1963) beobachteten einen starken Sammeleifer, wenn sie Zellulosepulver oder ein anderes inertes Substrat höseln ließen, an das ein E x t r a k t aus Pollen gebunden war. Sie schlossen daraus auf eine für die Bienen attraktive Substanz im Pollen. - Die Untersuchungen beziehen sich lediglich auf das Sammeln. Über das Werbeverhalten liegen, soviel ich sehe, Beobachtungen nicht vor.

Das Ziel meiner Arbeit war es festzustellen, ob sich die Werbeaktivität höselnder Bienen unter dem Einfluß von Duftstoffen steigert wie bei Zuckerwasser-Sammlern. Ferner war zu prüfen, ob die hypothetischen Attraktivstoffe im Pollen über den Sammeleifer hinaus auch die Werbeaktivität der Pollensammler beeinflussen. Dahinter stand die Frage, welche Faktoren überhaupt für die Auslösung des Sammelns und der Werbetänze bei den Pollensammlern verantwortlich sind.

Dem Leiter der Hessischen Lehr- und Versuchsanstalt für Bienenzucht Marburg, Herrn Dr. WAHL, danke ich herzlich für die Themenstellung und für ständige

Beratung und Hilfe. Ebenso danke ich Herrn Prof. Dr. LÜDTKE für gute Ratschläge und anregende Diskussionen. - Mein Dank gilt ferner Herrn Prof. Dr. DRAWERT für die Erlaubnis, meine Versuche in der Winterhalle des Botanischen Gartens in Marburg durchführen zu dürfen. Herrn Dr. BUSCHOFF danke ich für seine Hilfe bei den chemischen Methoden, Herrn Dr. RAATZ für die Beratung in statistischen Fragen.- Ein Stipendium der Stiftung Volkswagenwerk ermöglichte es mir, die Untersuchungen durchzuführen.

B Material und Methoden der Hauptversuche

1 Zellulose als Pollensurrogat

LINDAUER (1948) und KASCHEF (1957) konnten die Versuche mit Zuckerwasser-Sammlern im Freien durchführen, weil Zuckerwasser in ausreichender Konzentration auch ohne Duft für die Bienen noch genügend attraktiv ist. Um die Wirkung von Duftstoffen auf das Verhalten h ö - s e l n d e r Bienen zu untersuchen, mußte ich zunächst ein duftloses, staubfeines Pollen-Surrogat sammeln lassen und nachträglich einen Duftstoff hinzufügen.

Von allen geprüften Substanzen, z.B. Kartoffelstärke (LINDAUER 1948), Talkum, Kieselgel, mehrere Mehlsorten, erwies sich Z e l l u l o s e p u l v e r als günstigstes Pollen-Surrogat, vor allem wegen seiner Absorptionseigenschaften für die Duftstoffe. Zellulosepulver benutzten auch HÜGEL (1962) und TABER (1963). Ich gebrauchte das Fabrikat MN 300 Linters (säuregewaschen) von Macherey & Nagel.

Es ist eine leidige Erfahrung der Imker, daß die Bienen auch solche Pollen-Ersatzmittel, deren Nährwert den einiger natürlicher Pollenarten übertrifft (WAHL 1963), nur bei akutem Pollenmangel annehmen. Daß sie bei Pollenmangel auch ganz "wertlose" staubfeine Substanzen h ö s e l n , wurde schon vorher erwähnt (s.S. 3). Ich nutzte dies aus, um die Bienen auf Zellulosepulver zu dressieren.

B 2 Flugraum

Die Voraussetzung dafür, daß das Versuchsvolk von natürlichen Pollenquellen abgeschnitten blieb, war ein allerseits geschlossener Flugraum (vgl. LINDAUER 1948). Dazu diente für den größten Teil der Versuche die Winterhalle des Botanischen Gartens in Marburg, ein Raum von 9,20 m Länge, 6,50 m Breite und 7,40 m Höhe, mit Glasfenstern im Dach und in den Seitenwänden. In ihm konnte auch an kühlen Tagen eine Temperatur von etwa 20° C aufrechterhalten werden. Temperatur, Feuchtigkeit und Lichtstärke waren nicht konstant; kurze und starke Schwankungen des Außenwetters fing das Gebäude jedoch ab. Temperatur, relative Luftfeuchtigkeit und Lichtstärke, im letzten Jahr auch der Luftdruck wurden während der Versuche registriert. Ein Bienen-Flugraum mit konstanten Außenbedingungen, wie er für derartige Verhaltens-Versuche oft unerläßlich ist (RENNER 1955, SHMETKOV 1957, 1960, NYE 1962, BENNET u. RENNER 1963, STEVENSON 1966), war leider nicht verfügbar. Für die meisten meiner Experimente hätten allerdings Flugräume mit den angegebenen Maßen nicht gereicht, da die Dressurgruppen gut getrennt bleiben sollten.

B 3 Beobachtungsstock

Der Beobachtungsstock war ähnlich dem, der bei v.FRISCH (1965, Abb.8) dargestellt ist (vgl. auch

LINDAUER 1952, S.319). Seine sechs Freudenstein-Waben waren in einer flachen Ebene angeordnet (v. FRISCH 1923). Er stand in einem heizbaren Mantel mit doppelten Glasscheiben. Ein 450-Watt-Heizstab mit Thermostat hielt die Temperatur im Mantel ausreichend genau bei 34° C. Die trichterförmige Galerie vor dem Flugloch schützte den Beobachter vor Belästigungen durch die Bienen (v. FRISCH 1923). Ein seitlicher und ein oberer Blendschutz erleichterten die Beobachtung.

B 4 Proteinnahrung

Eine Öffnung an der Rückseite des Stockes erlaubte, Zuckerwasser einzufüttern. Jeden zweiten Tag erhielten die Bienen außerdem durch diese Öffnung in einem kleinen Metalltrog einen Honig-Sojamehl-Teig (70 g eines Gemischs aus Honig und Sojamehl im Gewichtsverhältnis 1:1, mit Wasser zu einem zähflüssigen Teig verrührt). Sojamehl ist in der Imkerei ein bewährtes Pollen-Ersatzmittel von hohem Proteingehalt (WAHL 1963, hier weitere Literatur). Bewährt hat sich das Präparat "Sojapoll Extra" der Edelseja GmbH Hamburg, mechanisch teilweise entfettetes Sojamehl mit 5% Zusatz an Bierhefe. Von einem Futterplatz hinter dem Stock sammelten meist einige Bienen auch trockenes Sojamehl. Diese Proteinnahrung reichte aus, um ein kleines Brutnest aufrechtzuerhalten. Vorhandene Brut begünstigt nach LOUVEAUX (1958) und FREE (1967) den Sammeleifer der Pollensammler. Die Menge an zugeführter Protein-

nahrung war aber so bemessen, daß immer ein Eiweißmangel herrschte und das Brutnest sich nie zu normaler Größe entwickelte.

B 5 Pollenfreie Aufzucht

Für eine spezielle Fragestellung, die sich aus Versuchen mit Pollenextrakten ergab (S.69), erhielten Bienen nur Sojamehl als Proteinnahrung. Für diese pollenfreie Aufzucht (vgl. WAHL 1963) wurden zehn pollenarme gedeckelte Brutwaben in den Thermostaten (34°C) gebracht. Die geschlüpften Bienen fegte ich in Abständen von 6 Stunden ab. Nach WAHL (mündliche Mitteilung) beginnen die Jungbienen nicht vor dem Alter von 6 Stunden mit dem Pollenfressen. - Jeweils etwa 1200 Jungbienen kamen in Ein-Waben-Kästchen, wie sie in der Königinnenzucht üblich sind. Die eine Waben-seite enthielt eine eingeschleuderte Mischung aus Sojamehl und "Nektarin" im Gewichtsverhältnis 1:2 . Nektarin (Fabrikat Pollenius, Hamburg) ist eine Lösung technischen Invertzuckers. Er diente als Ersatz für echten Honig, der wegen seines Gehalts an Pollen ausgeschaltet bleiben mußte. - Im Futterfach über der Wabe wurde Nektarinzuckerteig gegeben (hergestellt aus Puderzucker und Nektarin); ein feuchtes Schwämmchen im Zulauffach versorgte die Tiere mit Wasser. Zwei Tage nach Beginn des Besetzens mit Jungbienen kam in jedes Kästchen eine frisch begattete Königin. So entstanden acht Völkchen, von denen immer

je zwei am 4. Tage nach Beginn der Besetzung in einem Flugzelt (3m x 1,50m x 2,10m, s. WAHL 1963, Abb. 3) aufgestellt wurden. Der Wärmeisolierung und dem Witterschutz diente ein Schutzhäuschen für je zwei Ein-Waben-Kästchen. - In den Flugzelt en erhielten die Bienen statt Zuckerteig 2-mol. Zuckerwasser. Mit Hilfe des eingeschleuderten Sojamehl-Nektarin-Gemisches, das bei Bedarf auch in die Zulaufkammer gegeben wurde, gingen die Völkchen in Brut. 10 Tage nach dem Zusetzen der Königinnen waren die ersten Zellen verdeckelt. Nach 9 weiteren Tagen brachte ich die ersten beiden Wäbchen zum Schlüpfen in den Thermostaten und ersetzte sie durch leere. Vorsichtshalber fing ich die Königinnen vor dem Wechseln der Wäbchen heraus. Die so aus allen acht Pflegevölkchen erbrüteten Bienen (ca. 1000) wurden zu dem eigentlichen Beobachtungsvölkchen vereinigt und mit einer Königin versehen. Im Gegensatz zu den Bienen der Pflegegeneration (α) hatten diese β -Bienen auch als Larven pollenfreie Nahrung erhalten. Die β -Bienen, die den größten Teil der weiter unten mitgeteilten Daten lieferten, erbrüteten auf Sojamehl-Nektarin-Gemisch eine weitere "Generation" von wenig mehr als 200 γ -Bienen, deren Verhalten auf S.73 beschrieben ist.

B 6 Pollenextrakte

In den Hauptversuchen wurden zwei Arten von Agentien an Zellulosepulver gebunden und mit höselnden Bienen getestet: ätherische Öle und selbsthergestellte Pollenextrakte.

Pollenextrakte erhielt ich aus handgesammelten Pollen der Schwarzerle (*Alnus glutinosa* L.), der Hasel (*Corylus avellana* L.) und der Waldkiefer (*Pinus silvestris* L.) und aus einem von Bienen gesammelten Pollengemisch (Hauptkomponenten nach mikroskopischer Bestimmung: *Taraxacum*, Cruciferen). Beim Sammeln des Windblütlerpollens wurden die reifen männlichen Blüten kurz vor dem Stäuben abgepflückt, getrocknet und gesiebt. Der Mischpollen wurde mit Pollenfallen nach der Methode BÖTTCHERS (1941, 1943) geerntet. Bis zur Verwendung blieb der Pollen in Schraubgläsern im Kühlschrank bei etwa 2° C. Als Extraktionsmittel benutzte ich in erster Linie Diäthyl-Äther. Dem größten Teil der mitgeteilten Ergebnisse liegen Versuche mit Extrakten aus Erlenpollen zugrunde.

Die Ätherextrakte wurden mit Hilfe eines Rückfluß-Heiß-Extraktors gewonnen. Für je 40g Pollen setzte ich bei einem Extraktionsgang 150 ml Äther an. Die Extraktion lief in der Regel fünf Tage, in einem Fall 30 Tage. Anfangs blieben die Pollenkörner unzerkleinert, später wurden die sehr festen Zellwände in einem Glashomogenisator unter mikroskopischer Kontrolle zerstört, um den Zellinhalt freizusetzen. - Beim Einengen des fertigen Extrakts entfernte ich das Lösungsmittel in der Regel nicht vollständig, weil ich bei der relativ geringen Ausgangsmenge an Pollen die extrahierten Substanzen nicht gefährden wollte. Um die Menge und die Art der

Ausbeute in den Extrakten kennenzulernen, dampfte ich kleine Stichproben vollständig ein. Der dann verbliebene Rückstand hatte bei allen Pollenarten eine zähflüssig-wächserne Konsistenz, gelbliche Farbe und einen charakteristischen Geruch. In diesen Stichproben war die Ausbeute an Rückstand bei Erlenpollen 3,6 %, bei Haselpollen 3,3 %, bei Mischpollen 3,2 %, bei Kiefernpollen 2,7 % des ursprünglichen Pollengewichts. Eine 30 Tage lang dauernde Extraktion von Erlenpollen brachte eine Ausbeute von 3,9 % Rückstand. Mit Alkohol als Lösungsmittel wurde ein bedeutend höherer Teil der Polleninhaltsstoffe extrahiert (Erlenpollen: 18,5 %). Vorherige Zerkleinerung der Pollenkörner im Glashomogenisator erhöhte die Ausbeute auf 22,8 % (Erlenpollen/Alkohol). Die Extrakte bewahrte ich bei -18° C auf. Sollte ein Pollenextrakt an Zellulosepulver gebunden werden, so wurde er wieder auf das Ausgangsvolumen verdünnt oder gar nicht erst eingeengt. Ein aus 40g Pollen gewonnener und an 20g Zellulosepulver gebundener Extrakt lief als "Extraktkonzentration 2:1". Dazu wurde die Zellulose in die Lösung gegeben, beides gleichmäßig durchmischt und das Lösungsmittel anschließend abgedampft. Die trockene und anschließend durchgeseiebte Extraktzellulose wurde bis zum Gebrauch ebenfalls bei -18° C aufbewahrt.

B 7 Duftstoffe

Ä t h e r i s c h e Ö l e sind duftende Pflanzen- und Blütenextrakte, die im wesentlichen aus Terpengemischen bestehen (GILDEMEISTER und HOFFMANN 1956 - 1966, SCHANTZ 1962). Zuckerwasser sammelnde Bienen lassen sich auf diese "blumigen" Gerüche dressieren, und in einigen Fällen wurde auch spontane Anlockung beobachtet (zusammenfassende Darstellung bei v.FRISCH 1965, s. auch S. 1). Ich verwendete einige Präparate, die nach LINDAUER (1948) und KASCHEF (1957) bei Zuckerwasser-Sammlern Tänze auslösen und die Tanzintensität steigern können:

Citronellöl,

Pfefferminzöl,

Sternanisöl,

Thymianöl,

Lavendelöl.

Citronellöl und Sternanisöl bezog ich wie KASCHEF von der Firma Schmoller & Bompard, Grasse (Südfrankreich), die übrigen von Marburger Apotheken (Herstellerfirma Dragoco, Holzminden). - Darüber hinaus verwendete ich synthet. R o s e n ö l (Dragoco) und G e r a n i o l (Schmoller & Bompard), das nach BOCH und SHEARER (1962 ff.) eine Komponente des Sterzeldufts ist (vgl. dazu FREE 1962, WEAVER et al. 1964).

Die ätherischen Duftstoffe ließen sich folgendermaßen an Zellulosepulver binden (vgl. WAHL 1963, S.265): auf Rundfilterpapier wurden fünf Tropfen des unver-

dünnten ätherischen Öls mit einem Glasstab aufgebracht. Wenn diese ganz verlaufen waren, schichtete ich die präparierten Papiere und Lagen von je 10g Zellulosepulver abwechselnd in ein Schraubglas, bis dieses voll war. Vorsichtiges Schütteln (anfangs mehrmals täglich) sorgte für eine möglichst gleichmäßige Verteilung des Duftstoffes im Zellulosepulver.

Das rohe Zellulosepulver hatte einen auch für die menschliche Nase zuweilen schwach wahrnehmbaren Geruch. Dieser verschwand, wenn man die Zellulose mit Aktivkohle und CaCl_2 in einem Exsikkator bei Unterdruck aufbewahrte und vor dem Einfüllen in die Absorptionsgläser mindestens für 24 Stunden auf 110°C erhitzte. Danach war das Pulver mit größter Wahrscheinlichkeit auch für Bienen geruchlos. Sie beachteten nämlich eine Schale mit so weit präparierter, aber noch unbedufteter Zellulose nicht, wenn diese neben einem Futtergefäß aufgestellt war, in dem sie ebensolche Zellulose höselten. Andererseits spürten sie bedufte Zellulose bei einem Kontrollversuch mit entsprechender Anordnung auch in großen Entfernungen und anderen Richtungen schnell und sicher auf.

B 8 Duftstärke

Die Absorptionsleistung und die Geruchsstärke des bedufteten Zellulosepulvers bestimmte ich mit einer einfachen subjektiven Methode. Jeweils 10g des mindestens drei Tage lang bedufteten Zellulose-

pulvers wurden in Petrischalen offen in einen Raum ohne merkliche Luftbewegung bei 22° C und etwa 40 % r.F. aufgestellt. Mehrere Versuchspersonen wurden mit geschlossenen Augen an die Schale herangeführt und sollten angeben, bei welcher Entfernung sie den Duft deutlich wahrnehmen. Die Duftqualitäten waren den Versuchspersonen bekannt. Die Daten dieser Riechtests ergaben einen anfangs rapiden, später aber geringen Abfall der Geruchsstärke in der Zeit. In den ersten 30 Minuten nach dem Aufstellen der Schalen sank die Wahrnehmungsentfernung von etwa 1m auf 4 bis 7cm ab. Nach 90 Minuten waren die Proben noch aus 3 bis 6cm wahrzunehmen. Diese Duftstärke blieb über mehrere Tage nahezu konstant. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Duftstoffen waren dabei sehr gering.

Vor den Bienenversuchen mußten die Zelluloseproben zwei Stunden lang abduften. Für uns lag die Wahrnehmungsentfernung dann zwischen 3 und 5 cm. Da die Bienen für die meisten geprüften Duftstoffe angenähert die gleiche Schwellenempfindlichkeit besitzen wie wir (v.FRISCH 1919, SCHWARZ 1955, FISCHER 1957), ist zu erwarten, daß auch für sie die Geruchsintensität des bedufteten Zellulosepulvers in der angegebenen Größenordnung liegt. Vorversuche zeigten, daß Bienen, welche die Duftstoffe noch nicht kannten, von höheren Geruchsintensitäten leicht abgeschreckt wurden. Eine Geruchsstärke, die Menschen auf 1 bis 5cm wahrnehmen, schien für die Bienen optimal zu sein.

B 9 Dressur auf Zellulosepulver

Für die D r e s s u r auf Zellulosepulver bewährte sich die nachstehende Methode. Mit Honigwasser und anschließend mit bedufteter 2-molarer Zuckerlösung wurde eine größere Zahl von Bienen (etwa 100) an einen Futterplatz gelockt. Das Beduften des Zuckerwassers geschah meist nach der Methode KASCHEFs (1957): 1 l Zuckerlösung wurde mit 1 Tropfen eines ätherischen Öls (meist Sternanisöl) versetzt und geschüttelt. In Vorversuchen tropfte ich den Duftstoff auch auf Fließpapier und brachte dieses in die Nähe des unbedufteten Zuckerwassers (vgl. LINDAUER 1948).

Als T r i n k g e f ä ß e dienten meist 1-l-Bechergläser. Auf der Zuckerlösung schwammen Korken, die eine Plexiglas-Scheibe trugen. Durch die radiär angeordneten Durchbohrungen der Scheibe und den Spalt zwischen Peripherie und Glaswand konnte eine große Zahl von Bienen Zuckerwasser trinken (vgl. KAPPEL 1953). Eine am Glasrand befestigte farbige, sternförmige Figur (Plakatkarton mit abwaschbarem Plastiküberzug) diente als Orientierungshilfe. - Die Bienen lernten schnell, durch die Mitte der Figur in das Glasinnere zu fliegen. Wenn etwa 100 Sammlerinnen auf den Futterplatz eingeflogen waren, entfernte ich das Zuckerwasser-Glas und ersetzte es durch ein gleichaussehendes Gefäß mit einer gleichfarbigen Sternfigur. Das neue Gefäß enthielt Zellulosepulver mit dem Duftstoff, auf den die Bienen vorher am

Zuckerwasser dressiert waren. - Die Sammlerinnen liefen nun in der Regel ausdauernd über die beduftete Zellulose, stäubten sich dabei ein, und in günstigen Fällen stellten sich einige wenige Zuckerwasser-Sammler darauf um, Zellulosepulver zu höseln. Meist waren viele Wiederholungen mit wechselnder Darbietung von Zuckerwasser und Zellulosepulver desselben Dufts notwendig, um einige zuverlässige Zellulose-Sammler zu gewinnen.

Trotzdem war diese Methode erfolgreicher als andere. Bienen, die durch ein Hindernis gezwungen wurden, sich auf dem Weg zum Zuckerwasser mit Zellulosepulver einzustäuben, indem sie "zu Fuß" über einen ringförmigen Zellulose-Wall kriechen mußten, putzten sich anschließend, ohne daß die Putzbewegungen in Höselbewegungen übergingen.- Eine Dressur, bei der sich die Bienen vom Höseln echten Pollens auf Zellulosepulver umstellen sollten, war ebenso unergiebig, ganz abgesehen von der Störung des Pollenmangels (s.S. 9).

Für die Zellulosesammler wurden die Bechergläser mit einem feinen Maschendraht ausgekleidet, weil sonst die Bienen beim Höselflug immer wieder von innen gegen die Glaswand stießen, in die Zellulose hineinfielen und dadurch sich selbst und die anderen Sammler in Unruhe versetzten. Die Drahtgaze beseitigte diesen Mißstand und diente den Bienen zugleich zum Festhalten

für Höselbewegungen im Sitzen.

Die Bechergläser zog ich als Futtergefäße flachen Schalen vor, weil sie die Umdressur von Zuckerwasser auf Zellulosepulver erleichterten. Außerdem verminderten sie das Zerstäuben der Zellulose bei den Höselflügen, welches besonders dann ungünstig war, wenn wertvolle Pollenextrakte an das Surrogat gebunden waren.

Die Sammlerinnen, die beduftetes Zellulosepulver in den Stock brachten, warben bisweilen Neulinge an, die dann ebenfalls Zellulose höselten. Dies war die günstigste Art, die Sammlerschar zu vergrößern, weil sie ohne Störung von außen vonstatten ging.

Wenn eine genügend große Anzahl von Bienen (etwa 20) an der bedufteten Zellulose sammelte, wurde diese schrittweise durch schwächer duftende und schließlich durch u n b e d u f t e t e Zellulose ersetzt (Vorbehandlung S.14). Dabei stellte regelmäßig ein großer Teil der Bienen das Sammeln ein.

Die dann noch Sammelnden mußten i n d i v i d u - e l l m a r k i e r t werden, wobei es weitere Einbußen an Sammlern gab. Zur Markierung benutzte ich die Methode v.FRISCHs. Mit wasser-unlöslichen Pulverfarben in alkoholischer Schellack-Lösung erhielten die Bienen den Nummern 1 bis 499 zugeordnete Farbflecken auf Thorax und Abdomen. Statt mit kleinen

Pinselchen trug ich die Farben erfolgreich mit leicht angespitzten Streichhölzern auf. Diese waren in den Deckeln der Farbensgläschen eingelassen, tauchten immer in die Farbe ein und waren daher stets gebrauchsfertig (vgl. v.FRISCH 1923, S.21ff.).

Die Zellulose-Sammler konnten nicht wie die Zuckerwasser-Sammler im Sitzen markiert werden, da sie sich beim Höseln dauernd bewegten. Sie wurden beim Höselflug mit einer Fangschere (v.FRISCH 1921, S.18) abgefangen und durch die Netzmaschen gezeichnet. Der Zeitpunkt des Fangens wurde so gewählt, daß die Biene ihre Höschen fast fertig gepackt hatte. Es schien so, als sei die Abschreckung dann am geringsten. Ich habe auch versucht, sie zum Markieren am Flugloch oder im Stock zu fangen, um eine mögliche Assoziation einer "Strafe" mit der Sammeltätigkeit am Futterplatz zu vermeiden. Die Bienen beunruhigten sich jedoch bei diesen Versuchen stets mehr als beim Fangen am Futterplatz. Trotz größtmöglicher Behutsamkeit ließ sich eine Abschreckung nie ganz vermeiden, da die Bindung der Sammler an das Zellulosepulver offensichtlich sehr schwach war. Es gelang nur selten, an der unbedufteten Zellulose mehr als fünf zuverlässige markierte Sammler zu halten. Die mangelnde Attraktivität des Zellulosepulvers war eine Hauptschwierigkeit meiner Versuche.

B 10 Versuchsanordnung und Protokollierung

Um zu prüfen, welchen Einfluß die genannten Duftstoffe oder Pollenextrakte auf das Sammel- und Werbeverhalten der Zellulose-Sammler haben, benutzte ich eine ähnliche Versuchsanordnung wie LINDAUER (1948). - Ich richtete zwei Futterplätze ein, die mit dem Flugloch des Stocks symmetrisch zu dessen Längsachse ein gleichseitiges Dreieck von 6 m Kantenlänge bildeten. An jedem der Plätze sammelten in günstigen Fällen etwa fünf markierte Bienen unbeduftetes Zellulosepulver; oft waren es nur zwei oder drei. Als Versuchs- und Kontrollbienen wurden nur solche Sammler geführt, die mindestens eine Stunde lang vor Beginn der eigentlichen Protokollierung gehöseln hatten. Nach LINDAUER stellt sich das "reguläre" Niveau der Werbe-Intensität erst nach einer Reihe von Sammelflügen ein. Das gilt, wie viele Gelegenheitsbeobachtungen zeigten, auch für höselnde Bienen, zumindest für solche, die natürlichen Pollen sammeln.

Ich registrierte nun eine Stunde lang (Vorphase a) das Verhalten aller Bienen, die von den beiden Futterplätzen kamen. Dann tauschte ich an einem der Plätze das unbeduftete Zellulosepulver gegen beduftetes aus, das vorher zwei Stunden lang zum Abduften vor einem Fenster des Versuchsaumes gestanden hatte (s.S.15). Die Bienen des anderen

Platzes sammelten als Kontrollgruppe weiter unbe-
duftetes Zellulosepulver.

Über einen Zeitraum von weiteren anderthalb bis
zwei Stunden beobachtete ich das Verhalten beider
Gruppen und registrierte getrennt ihr Sammel- und
Werbeverhalten. Die erste halbe Stunde nach dem Ein-
griff nenne ich "Phase b", den Rest der Versuchszeit
"Phase c" (vgl. S.29f.).

Häufigkeit der Sammler

Alle 10 Minuten wurde stichprobenartig die Anzahl
der höselnden Bienen an jedem der beiden Plätze fest-
gestellt. Es galten nur solche Sammler, die sich in-
nerhalb des Futtergefäßes befanden oder höselnd un-
mittelbar über dem Glas flogen. Bienen, die in der
Umgebung des Futterplatzes flogen, ohne deutliche Hö-
selbewegungen mit den Beinen zu vollführen, blieben
unberücksichtigt oder wurden gesondert protokolliert.

Die Häufigkeit der Sammler an den Plätzen dien-
te als ein Maß für die Sammel-Intensität (vgl. WAHL
1963, S.266). LEVIN und BOHART (1955), HÜGEL (1962),
DOULL (1966) und WAHL (1966) messen daran die At-
traktivität der zu höselnden Substanzen. Indirekt
berücksichtigt auch LOUVEAUX (1958) die Anzahl der
höselnden Bienen, wenn er den Verbrauch des Sub-
strats mißt.

Für einige meiner Versuche (S.51) wurden die

Stichproben der Sammler-Häufigkeit nicht in 10-Minuten-Abständen genommen, sondern in kürzeren Intervallen von 10 Sekunden.

Neben dem bloßen Zählen der Häufigkeiten an den Futterplätzen beobachtete ich in Einzelfällen das individuelle Sammelverhalten.

Das Registrieren der Häufigkeitsdaten geschah gleichzeitig mit der Beobachtung des Werbeverhaltens; deswegen konnte es nur in Stichproben und nur über einen Abstand von mehreren Metern hinweg erfolgen. Es war deshalb auch nicht möglich, die einzelnen Anflüge zu zählen. Für eine automatische Registrierung von Häufigkeits-Stichproben, wie sie DOULL (1966) beschreibt, fehlte leider die apparative Ausstattung.

Werbeverhalten

Die Prüfung des Duftstoff-Einflusses auf das Werbeverhalten höselnder Bienen entspricht der Fragestellung LINDAUERS (1948) und KASCHEFS (1957) für Zuckerwasser-Sammler. Die Versuchsanordnung gleicht weitgehend der von LINDAUER.

Werbeverhalten und Sammelfrequenz wurden während derselben Versuche registriert. Von jeder der beiden Futterplatzgruppen beobachtete ich zwei oder drei, in Ausnahmefällen auch einmal vier markierte Bienen bei der Rückkehr nach jedem Sammelflug im

Stock auf ihr Werbeverhalten hin. Mehr als sechs bis acht Bienen gleichzeitig zu verfolgen, war für einen Beobachter auch nach längerer Übung nicht mit der nötigen Zuverlässigkeit möglich. Eine Anzahl von sechs Sammlern war bei konzentrierter Beobachtung aber noch überschaubar, zumal zwischen zwei Sammelflügen einer Biene ein Zeitraum von durchschnittlich etwas weniger als 10 Minuten lag und nur sehr selten einmal alle Sammler sich gleichzeitig im Stock aufhielten. Erleichtert wurde die Beobachtung auch dadurch, daß die einzelnen Sammler meist über längere Zeit bevorzugte Stellen im Stock zum Abstreifen der Höschen beibehielten, so daß ihr Weg auf den Waben oft schon erwartet werden konnte. - Ein Überwechseln auf die Rückseite der Waben ließ sich durch Verstopfen aller Durchgänge in Fluglochnähe weitgehend verhindern. Daß sich die Werbeaktivität hauptsächlich auf der Fluglochwabe abspielte (vgl.v.FRISCH 1923, S. 16), erleichterte die Beobachtung. Nur verhältnismäßig selten tanzte eine Biene, die anfangs beim Hereinkommen auf die Fluglochwabe keine auffällige Erregung gezeigt hatte, noch zu einem späteren Zeitpunkt und auf einer der hinteren oder oberen Waben.

Abb. 1 zeigt als Beispiel ein einzelnes Versuchprotokoll. In der ersten Spalte ist die Uhrzeit aufgetragen; die Ziffern im Tabellenkopf sind die Kennnummern der einzelnen Sammlerinnen. Die Zeichen in

Protokoll vom 9.6.1955: Zellulosepulver + Citronellöl (5)

		Werbeaktivität						Gesamtzahl	
Zeit	Versuchsgruppe (V)			Kontrollgruppe (K)			der sammelnden Bienen		
	Biene Nr.						V	K	
	38	42	6	43	1	4			
9 ³⁰	I	I	C	C	/	I	4	6	
40	I	I	(+)	C	/		5	6	
50	/	I	(+)	C	/		4	6	
10 ⁰⁰	/	I	/	(+)	/	/	3	3	
10	/	/	/	/	I	C	2	3	
20	/		/	C			4	3	
30	I	I	/	C	/	/	4	6	
	Dufzugabe			C	/	/	1	5	
40			I	C	/		3	6	
50	/	\	(+)	/		I	4	6	
11 ⁰⁰	/	/	/	C	I	C	4	5	
10	I		/	/		C	7	6	
20	C	/	+	/	/	C	7	4	
30	/	/	C	/		C	7	4	
40	/	/	C	I		I	10	5	
50	/	/	C	I		I	9	6	
12 ⁰⁰	/	I	I	I	I	I	9	4	
10	I		I	I		I	7	4	
20	/	I	I			I	6	5	
30	C			I		I	7	3	
40	C	I		I		I	5	2	

Spalte	1	2	3	4	5
--------	---	---	---	---	---

Werbeintensität: 0 \ / C (+) + ++ ...

Abb. 1: Protokollbeispiel
Erklärung im Text

den Spalten unterhalb der Ziffern sind Symbole für das Verhalten der betreffenden Bienen während des Versuchs. Jedes Symbol steht für das Verhalten im Stock nach einem einzelnen Sammelflug. Ich unterschied folgende Verhaltensweisen (ausführliche Beschreibung S. 32 ff.):

- ✚ (0) Zittertanz
- (0) Rückkehr ohne Hörschen
- \ (1) Langsames Durchlaufen
- | (2) Einfaches Durchlaufen
- / (3) Hastiges Durchlaufen
- C (4) Tanzansatz
- (+) (5) Unregelmäßiger Rundtanz
- + (6) Rundtanz < 30 Sek.
- +! (7) Rundtanz 30 - 60 Sek.
- +|| (8) Rundtanz 60 - 90 Sek.

(Für je 30 Sek. längere Tanzdauer ein weiteres "!" ; Sonderformen s.S. 37). Die Zahlen hinter den Zeichen beziehen sich auf die statistische Auswertung (s.u.).

Die Befunde anderer Autoren (v. FRISCH 1923, S. 30f., LINDAUER 1948, KASCHEF 1957, WITTEKINDT 1960) und meine eigenen Beobachtungen bei Versuchen mit unterschiedlichen Zuckerwasser-Konzentrationen und abgestuften Pollen-Zellulose-Gemischen lassen annehmen, daß die genannten Grund-Verhaltensweisen S t u f e n einer ansteigenden Intensitätsreihe im Werbeverhal-

ten sind.

Die Einordnung des Zittertanzes ($\nearrow$) in diese Reihe ist problematisch. Da er keinerlei alarmierende Funktion zu haben scheint (s.S.33), stellte ich ihn zusammen mit der Verhaltensweise " Rückkehr ohne Höschchen" (0) auf die unterste Stufe der Werbeaktivität.

B 11 Quantitative Auswertung

Zur statistischen Auswertung der Versuchsergebnisse mußten die einzelnen Verhaltensstufen quantifiziert werden. - Faßt man alle Sammelflüge (n=3792) von Versuchs- und Kontrollbienen aus sämtlichen Versuchen mit an Zellulosepulver gebundenen ätherischen Duftstoffen zusammen, dann erhält man nahezu eine Normalverteilung, wenn man den einzelnen Stufen der Werbeintensität einfache ganze Zahlen zuordnet (Abb.2, Zeile 5). Diese Zahlen stehen auf S.25 hinter den einzelnen Zeichen in Klammern. Sie dienen als Ordnungszahlen und vor allem als Intensitätswerte der Werbeaktivität. Sie stimmen mit den nach LIENERT (1961, S. 118-120) bestimmten theoretischen Indexwerten für eine Normalverteilung gut überein (Abb.2, Zeilen 4 und 5). Beide Skalen wurden beim Wert 3,00 in Übereinstimmung gebracht. - Diese Verteilung ergab sich lediglich aus Versuchen mit ätherischen Duftstoffen. Wenn ein attraktiveres Agens, z.B.ein Pollenextrakt, verwendet wurde (s.S.55 ff.), kamen die höheren Werbeintensitäten häufiger vor, und der Mittelwert verschob sich nach oben. Da für solche Agentien die Stauchung um

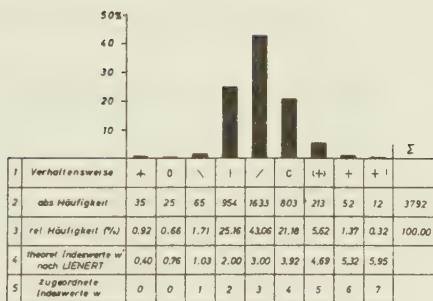


Abb. 2: Häufigkeiten und Indexwerte der einzelnen Stufen der Werbeintensität (aus allen Versuchen mit an Zellulosepulver gebundenen ätherischen Duftstoffen)

die Stufe 6 (Abb.2, Zeile 4) nicht auftrat, schien es berechtigt, auch in diesem Bereich mit ganz -
zahligen Stufen zu rechnen.

Die Verhaltensweisen "Zittertanz" und "Rückkehr ohne Hörschen" erhielten zusammen als Stufenbezeichnung den Wert 0, da für beide in keinem Fall eine alarmierende Wirkung beobachtet wurde.

Wirkung der Agentien auf die Werbeintensität

Beim Auswerten einer Serie aus mehreren Versuchen mit demselben Duftstoff oder Pollenextrakt faßte ich alle registrierten Verhaltensweisen zusammen, die in eine bestimmte zeitliche Phase des Versuchsplans (s.u.) fielen. In die Zusammenfassung gehen in der Regel die Daten mehrerer Bienen aus mehreren gleichartigen Versuchen ein. Abweichende Arten der Zusammenfassung sind am gegebenen Ort erklärt. Aus den zusammengefaßten Intensitätsstufen berechnete ich mittlere Werbeintensitäten. Dabei wurde die Summe $\sum w$ der mit ihrem jeweiligen Stufenwert w multiplizierten Zeichen durch die Anzahl n der Zeichen dividiert:

$$\bar{w} = \frac{\sum w}{n}$$

Ein Versuchsplan (z.B. das Protokoll der Abb.1) lieferte sechs verschiedene Datengruppen: jeweils Versuchs- und Kontrolldaten für drei zeitliche Phasen a, b und c.

Vorphase a

In der ersten Stunde vor der Zugabe des Duftstoffes (allgemein: des Agens) sammelten Versuchs- und Kontrollbienen unbeduftetes Zellulosepulver.

Phase b

Die erste halbe Stunde nach der Duft-Zugabe bei der Versuchsgruppe wurde gesondert betrachtet, weil die Versuchsbienen in der ersten Zeit nach dem Eingriff manchmal ein unreguläres Verhalten zeigten wie Zittertänze, Rückkehr ohne Höschen, langen Aufenthalt im Stock usw. Der Grund dafür ist wohl eine abschreckende Wirkung des Dufts, die regelmäßig dann auftrat, wenn der Duft den Bienen bislang unbekannt war (s.S. 37ff.). Aus ähnlichen Gründen berücksichtigte auch LINDAUER (1948) die erste halbe Stunde nach dem Eingriff bei Zuckerwasser-Sammlern nicht. Um sicher zu gehen, wählte ich ebenfalls eine halbe Stunde, obwohl die Sammler in der Regel schon nach etwa 15 bis 20 Minuten wieder das vorherige Niveau ihrer Werbe-Intensität erreichten. Die Zeit, die sie für diese Readaptierung brauchten, diente mir bei Vorversuchen als Maß für die abschreckende Wirkung einer Geruchsstärke. Die optimale Duftkonzentration, mit der ich den größten Teil meiner Versuche durchführte (s.S. 15), war die mit möglichst geringer Abschreckung und möglichst guter Wahrnehmbarkeit.

Phase c

Nach Ablauf der halben Stunde nach dem Eingriff wurden die Versuchs- und Kontrollbienen in der Regel über weitere anderthalb bis zwei Stunden beobachtet. Diese Phase ist bei den einzelnen Serien verschieden lang, weil die Versuche aus mannigfachen Gründen früher oder später abgebrochen werden mußten. In den meisten Fällen blieben einzelne Sammlerinnen aus. Vor allem stellten die Bienen das Sammeln an unbedufteter Zellulose oft ein und blieben im Stock.

Bei der Darstellung der Ergebnisse (S.38 ff.) sind die mittleren Werbeintensitäten aus diesen drei Zeitabschnitten für Versuchs- und Kontrollbienen gezeichnet. Die statistische Absicherung der sechs einzelnen Mittelwerte gegeneinander erfolgte durch Angabe der Vertrauensintervalle der Mittelwerte nach WEBER (1956, S. 158).

Vertrauensintervall des theoretischen Mittelwerts:

für $P=5\%$:

$$\bar{w} - t_{0,025} \frac{s}{\sqrt{n}} < \mu < \bar{w} + t_{0,025} \frac{s}{\sqrt{n}}$$

für $P=1\%$:

$$\bar{w} - t_{0,005} \frac{s}{\sqrt{n}} < \mu < \bar{w} + t_{0,005} \frac{s}{\sqrt{n}}$$

$$s^2 = \frac{\sum z_i w_i - \frac{(\sum z_i w_i)^2}{n}}{n-1}$$

(E. WEBER 1956, S.64)

Die n-abhängigen t-Werte entnahm ich der Tabelle von PFANZAGL (1966, Bd. II, S. 285).

z_i = Häufigkeit des Vorkommens einer Verhaltensweise.

Zeitlicher Verlauf der Werbeaktivität

Um den zeitlichen Verlauf der Werbeaktivität genauer zu untersuchen, wählte ich statt der groben Zeiteinteilung in drei Abschnitte eine Einteilung in 10-Minuten-Intervalle. Das paßte zu den Abständen der Häufigkeits-Stichproben (s.u.). Ferner lag auch der durchschnittliche Zeitabstand von einem Sammelflug einer Biene zum nächsten bei wenig unter 10 Minuten. Die mittleren Werbeintensitäten aus den 10-Minuten-Intervallen wurden nach dem gleichen Verfahren berechnet wie die längeren Phasen (s.S. 28).

Zeitlicher Verlauf der Sammler-Häufigkeit

Bei den Versuchen zur Werbeintensität war die Anzahl der Sammler in 10-Minuten-Stichproben registriert worden (s.S. 21). Parallel zur zeitlichen Auswertung des Werbeverhaltens untersuchte ich den zeitlichen Verlauf der zugehörigen Sammler-Häufigkeiten. Aus allen Versuchen mit demselben Duftstoff wurden aus analogen 10-Minuten-Stichproben mittlere Häufigkeitsziffern berechnet und die zeitliche Abfolge der Mittelwerte betrachtet. Eine statistische Abgrenzung dieser Mittelwerte ist wegen der starken gegenseitigen Abhängigkeit problematisch. Die Vertrauensintervalle wurden formal für alle Mittelwerte der Werbeintensität und der Sammler-Häufigkeit nach dem auf S. 30 beschriebenen Verfahren berechnet und können bei mir eingesehen werden.

B 12 Herkunft der Bienen

Als Versuchsvölker dienten Heide-Bienen mit starkem Gelb-Einschlag des Züchters DEHNING, Hermannsburg/Lüneburger Heide. Nach Erfahrungen an der Lehr- und Versuchsanstalt für Bienenzucht Marburg zeichnet sich diese Mischrasse (im wesentlichen *Apis mellifica mellifica* x *A.m. ligustica*) durch besondere Vitalität und Brutfreudigkeit aus, verbunden mit guter Eignung zum Pollensammeln. Nach WARAKOMSKA u. LOUVAUX (1964) übertrifft diese Mischrasse in der Menge und im Artenspektrum des eingetragenen Pollens jede der Ausgangsrassen.

C E r g e b n i s s e

I Kennzeichen der einzelnen Stufen der Werbeintensität

Folgende Verhaltensweisen der Sammler nach der Rückkehr vom Futterplatz in den Stock waren zu unterscheiden (vgl. S. 25).

~ Zittertanz (0)

Beim Zittertanz, der über lange Zeit ohne größere Unterbrechung anhalten kann (längste beobachtete Dauer für Zellulose-Sammler : 170 Min.), führt die Biene schlenkernde, in niedriger Frequenz "zitternde" Ausschläge des ganzen Körpers um alle Achsen aus. Zellulose-Sammler behalten dabei meist während der ganzen Zeit ihre Höschen. v.FRISCH (1923, S.90 ff.) hat

diese Verhaltensweise für Zuckerwasser-Sammler zuerst beschrieben. Nach LINDAUER (1948), SCHNEIDER (1949), SCHIFFERER (1952), SCHICK (1953), FLOREY (1954), WITTEKINDT (1960) treten Zittertänze meist nach irgendeiner Beunruhigung oder Schädigung der Sammler auf. Ich kann diesen Befund bestätigen. Mehrmals sah ich Zittertänze bei Bienen, die zum Markieren mit der Fangschere gegriffen worden waren, ebenso nach Antennenamputationen. Daß von den Zittertänzen keine merkliche alarmierende Wirkung auf andere Bienen ausgeht (zuletzt v.FRISCH 1965), zeigte sich auch bei meinen Versuchen.

o "Rückkehr ohne Höschen" (0)

Das Verhalten unterscheidet sich vom "langsamen Durchlaufen" (s.u.) nur dadurch, daß die Bienen ohne Höschen vom Futterplatz zurückkehren. Es tritt oft bei Abschreckung auf, z.B. wenn die Bienen einen ihnen unbekannten Duft am Futterplatz vorfinden, und geht manchmal in Zittertänze über. Es ist aber nicht mit dem von v.FRISCH (1923, S.78) beobachteten Verhalten identisch, bei dem besonders erregte Pollensammler vorzeitig in den Stock zurückkehren und tanzen, ehe sie ihre Höschen gepackt oder überhaupt mit Höseln begonnen haben.

\ "Langsames Durchlaufen" (1)

Die Sammlerin ist auffällig wenig erregt. Sie läuft,

ohne zu tanzen oder auch nur einen Tanz - Ansatz (s.S. 35) zu zeigen, sehr langsam und "zögernd" (auf geraden Laufstrecken weniger als zwei Zelldurchmesser pro Sek.) und bewegt sich dabei meist nicht aus der unmittelbaren Fluglochnähe fort. Sie ist fast dauernd mit Putzbewegungen beschäftigt und führt dabei oft einige sehr langsame Wendungen aus, die aber nicht an Tanzansätze erinnern. Die immer sehr kleinen Höschen streift sie sehr "umständlich" ab, gleichsam nur im Rahmen der Putzbewegungen. Das Abdomen wird beim Putzen wiederholt weit von der Wabe abgehoben und führt dann meist langsame "schlenkernde" Bewegungen aus. Die Verhaltensform "langsames Durchlaufen" geht oft in den "Zittertanz" (S. 32) über.

1 "Einfaches Durchlaufen" (2)

Die Sammlerin tanzt nicht, zeigt auch keinen Tanzansatz. Sie läuft relativ langsam (auf geraden Laufstrecken zwei bis fünf Zelldurchmesser pro Sek.), aber zügig auf die Wabe. Nach einigen kurzen Putzbewegungen, die bei der Rückkehr in den Stock auch die anderen Werbe-Stufen einleiten, entfernt sie sich meist ein Stück weit vom Flugloch. Das Abstreifen wirkt "gezielt" und nicht so "zufällig" wie bei der vorgenannten Verhaltensweise. Wenn die Höschen aus unbeduftetem Zellulosepulver bestehen, wird die Sammlerin beim Durchlaufen von anderen Bienen nicht erkennbar beachtet. Hat sie doch einmal ein Gefolge, so wird das Verhalten der nächsten Werbe-Stufe zugerechnet.

Das "einfache Durchlaufen" gleicht dem Verhalten, das v.FRISCH (1923, S.30) für erfolglose Zuckerwasser-Kundschafter beschreibt.

/ "Hastiges Durchlaufen" (3)

Die Sammlerin läuft auffällig hastig und zügig über die Wabe, auf geraden Laufstrecken mit einer Geschwindigkeit von mehr als fünf Zelldurchmessern (Durchschnitt: sechs bis acht) pro Sekunde. Die Bewegungen wirken "nachdrücklich", "energisch", "eifrig". Tanzansätze oder Tänze kommen auf dieser Stufe noch nicht vor, gelegentlich aber kurze schwänzeln- oder zitternde Bewegungen (s.S. 37). Trägt die Biene beduftetes Zellulosepulver ein, dann hat sie oft ein Gefolge, seltener auch bei unbedufteter Zellulose.

Die Verhaltensweise "hastiges Durchlaufen" ist von der sehr viel schnelleren (bis zu 20 Zelldurchmessern pro Sek.), aber nicht werbewirksamen Fortbewegung der Sammler beim Verlassen des Stocks zu unterscheiden. Sie deckt sich weitgehend mit dem Verhalten, das WITTEKINDT (1960) als "Durchwinden", und "schwänzeln- des Durchwinden" und SCHMID (1964) als "Rumpellauf" beschrieben haben.

C "Tanzansatz" (4)

Der Tanzansatz ist ein "hastiges Durchlaufen", mit angedeuteten, aber unvollständigen Tanzfiguren. Meist werden nur einzelne, "energisch" wirkende Halbkreise

zwischen längere geradlinige Laufstrecken eingestreut (vgl. LINDAUER 1948, S. 352, WITTEKINDT 1960).

(+) "Unregelmäßiger Rundtanz" (5)

Die Sammlerin führt geschlossene Rundtanz-Figuren auf, die sich aber von "normalen" Rundtänzen dadurch unterscheiden, daß die Kreise größer ($\varnothing$ vier Zelldurchmesser) und unregelmäßiger, die Bewegungen im ganzen langsamer sind und "fahrig", "holprig" wirken (vgl. LINDAUER 1948, S. 352 : "matter und undeutlicher Tanz", WITTEKINDT 1960). - Meist bildet sich - im Gegensatz zum "Zittertanz" (S.32) - ein Gefolge.

+ "Rundtanz <30 Sek." (6)

Die Wendungen des Rundtanzes wirken glatt, die Biene beschreibt enge Kreisbögen ($\varnothing$ < vier Zelldurchmesser). Im übrigen gelten für ihn alle Einzelheiten der Beschreibung v.FRISCHs (1923, S.31 ff.). - Mit einfachem "+" werden nur Rundtänze unter 30 Sek. Dauer bezeichnet (vgl. LINDAUER 1948).

+! "Rundtanz 30 - 60 Sek." (7)

Bei Rundtänzen zwischen 30 und 60 Sek. Dauer wird das + - Zeichen im Protokoll mit einem "!" versehen. Ist die Gesamt-Tanzdauer nach einem Sammelflug von einer oder mehreren Pausen unterbrochen, so wird das Rufzeichen durch ein Komma abgetrennt: " +, ! ".

+!! "Rundtanz 60 - 90 Sek." (8)

Für je 30 Sek. längere Tanzdauer wird ein weiteres "!" gesetzt. So bedeutet ein protokolliertes "+!!!!" einen Rundtanz von 120 bis 150 Sek. Dauer (10). Unterbrechungen der Gesamt-Tanzdauer werden durch Komma bezeichnet, z.B. "+!,!!".

Neben den genannten Grund-Verhaltensweisen registrierte ich seltenere Sonderformen, die mit jenen zusammen auftraten, aber anscheinend nicht spezifisch mit einer von ihnen gekoppelt waren, z.B. einzelne Schüttelbewegungen unterschiedlicher Frequenz und Ausschlagrichtung (vgl. HAYDAK 1929, 1945; MILUM 1947, 1955; MORGENTHALER 1949; HEIN 1950, 1954; SCHICK 1953; HAMMANN 1957; ALLEN 1959, 1965; WITTEKINDT 1960).

C II Versuche mit ätherischen Ölen

a Wirkung ätherischer Duftstoffe auf das Werbeverhalten

Nur beim ersten Versuch einer Serie mit einem bestimmten Duftstoff war der Duft den Bienen unbekannt (Abb. 3₁). Für alle folgenden Versuche galt der angebotene Duft dann als "bekannt" (Abb. 3₂). Zu den Tieren, die einen Duftstoff kannten, zählte ich auch die, welche schon bei der Dressur mit ihm in Berührung gekommen waren.

1 Vergleich der Versuchsphasen a und b (Abb. 3)

Nach der Duftzugabe nahmen die Bienen die veränderte Zellulose zunächst nur zögernd an. Sie brauch-

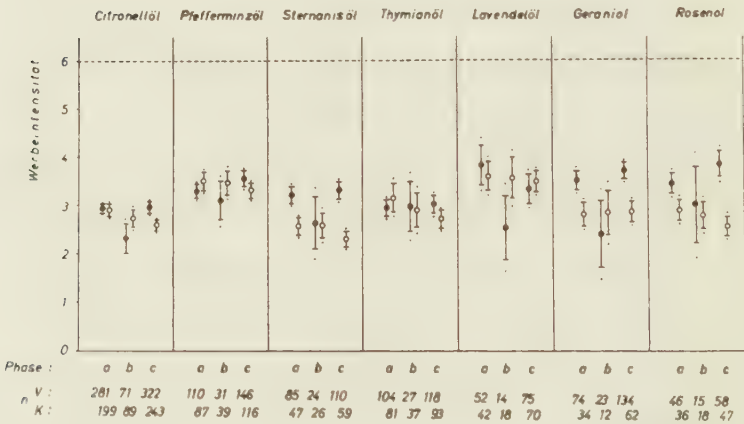
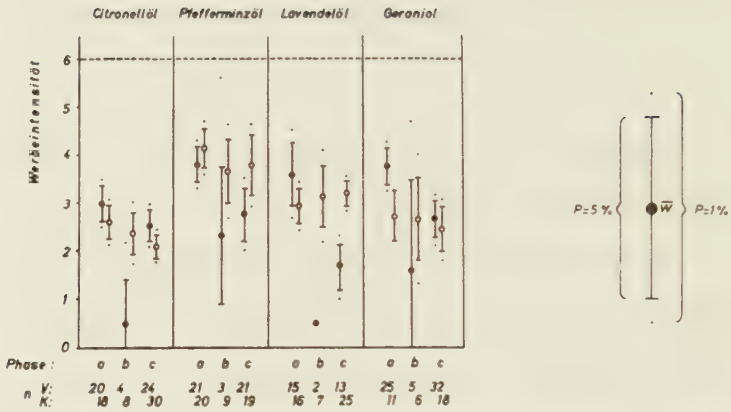


Abb. 3: Mittlere Werbeintensitäten (Ordinaten) höselnder Versuchs- (●) und Kontrollbienen (O) nach Angebot von unbekannten (3₁) und bekannten (3₂) ätherischen Duftstoffen

Gewertet sind Sammelflüge 1Std. lang vor (a), in der ersten halben Stunde nach (b) der Duftzugabe und während der restlichen Versuchszeit (c).

n_V und n_K sind die Anzahlen der Sammelflüge von Versuchs- und Kontrollbienen.

ten mehr Zeit für die Sammelflüge, blieben zwischendurch lange im Stock und zeigten gehäuft Verhaltensweisen wie Zittertänze, "Rückkehr ohne Höschen" und "Langsames Durchlaufen" (vgl. Abb.13 S. 61).

Bei allen Duftstoffen außer bei Thymianöl lag die mittlere Werbeintensität der Versuchsbienen in der ersten halben Stunde nach der Duftzugabe (Phase b) niedriger als der Mittelwert für unbeduftetes Zellulosepulver (Vorphase a). Bei "bekanntem" Citronellöl, Lavendelöl und Geraniol ist dieses Absinken statistisch gesichert ($P < 5\%$). Der Abfall bei den "unbekannten" Duftstoffen (Abb.3₁) ist, ausgenommen bei Citronellöl mit $P < 1\%$, trotz des deutlich größeren numerischen Wertes nicht signifikant. Das erklärt sich wohl aus der geringen Anzahl registrierter Sammelflüge bei nur je einem Versuch.

Bei den Kontrollbienen, denen also kein Duftstoff geboten wurde, blieb die mittlere Werbeintensität nach gleicher Versuchsdauer (Abschnitt b) im wesentlichen auf dem Ausgangsniveau. Der geringe Abwärts-Trend, den die Kontrollbienen in den meisten Versuchen zeigten, ist nirgends statistisch gesichert.

Daß die Mittelwerte der Kontrollgruppen oft schon in der Versuchsphase a niedriger liegen als die Werte der Versuchsgruppen - in einigen Fällen (Sternanisöl, Rosenöl, Geraniol) sogar signifikant - ist folgender-

maßen zu erklären: Im Hinblick auf LINDAUERs und KASCHEF's Ergebnisse mit Zuckerwassersammlern (s.S. 1f) hatte ich anfangs gehofft, auch bei Zellulosesammlern mit Hilfe von Duftstoffen Tänze auslösen zu können. Damit war aber nur dann zu rechnen, wenn die Aktivität der Versuchsbienen vor der Duftzugabe nicht zu weit unterhalb der Tanzschwelle lag. In den Fällen, in denen bereits während der Vorphase a deutliche Aktivitätsunterschiede zwischen den beiden Sammlergruppen zu beobachten waren, machte ich in der Regel die aktiveren Bienen, deren Werbeverhalten näher an der Grenze zum Tanz lag, zur Versuchsgruppe. Die Vergleichbarkeit von Versuchs- und Kontrolldaten leidet durch diese Maßnahme. Zu vergleichen sind in diesen Fällen allenfalls die Tendenzen in der zeitlichen Abfolge der Mittelwerte, nicht deren absolute Höhen.

C II a 2 Phase c

Nach der "Abschreckungs-" oder "Gewöhnungs-"Phase b stieg bei allen Duftstoffen die Werbeintensität der Versuchsbienen im Mittel wieder an. Allerdings steigerte sie sich bei keinem der ätherischen Duftöle signifikant über die Höhe während der Vorphase a. Zwar zeigten die Bienen bei den meisten "bekannten" Duftstoffen (alle außer Lavendelöl) im Durchschnitt eine geringe Steigerungstendenz gegenüber ihrem Ausgangsniveau, in keinem Fall aber stieg die mittlere Werbeaktivität um den Betrag einer ganzen Intensitätsstufe

an. In der Versuchsphase a, bei unbeduftetem Zellulosepulver also, lag die mittlere Werbeintensität bei den meisten Versuchsreihen mit "bekannten" ätherischen Ölen (Pfefferminzöl, Sternanisöl, Lavendelöl, Geraniol, Rosenöl) im Durchschnitt zwischen den Stufen 3 ("hastiges Durchlaufen") und 4 ("Tanzansatz"), bei einigen (Citronellöl, Thymianöl) wenig unterhalb der Stufe 3. - Für alle geprüften ätherischen Duftstoffe gilt: In der Phase c der Versuchsgruppen - also bei beduftetem Zellulosepulver nach der "Gewöhnungsphase" b - wird nicht einmal die Intensitätsstufe 4 ("Tanzansatz") in das Vertrauensintervall des Mittelwerts eingeschlossen, erst recht nicht die Stufe 6 ("regulärer Rundtanz").

Im Gegensatz zu LINDAUERS (1948) und KASCHEFS (1957) Befunden an Zuckerwassersammlern ließ sich also die Werbeintensität der Z e l l u l o s e - S a m m l e r durch die ätherischen Duftstoffe nicht deutlich steigern; diese lösten jedenfalls bei meiner Versuchsdurchführung keine regulären Werbetänze aus.

Bei solchen Versuchsbielen, die mit den Test-Duftstoffen vorher n i c h t in Berührung gekommen waren (Abb. 3₁), stieg die mittlere Werbeintensität nach der Gewöhnungsphase b zwar wieder an, blieb aber stets um eine bis zwei Stufen unterhalb des Standes vor der Duftzugabe. Bei Lavendelöl und Geraniol ist dieser Unterschied mit $P < 1\%$, bei Pfefferminzöl mit $P < 5\%$ statistisch gesichert. Der genauere z e i t l i c h e

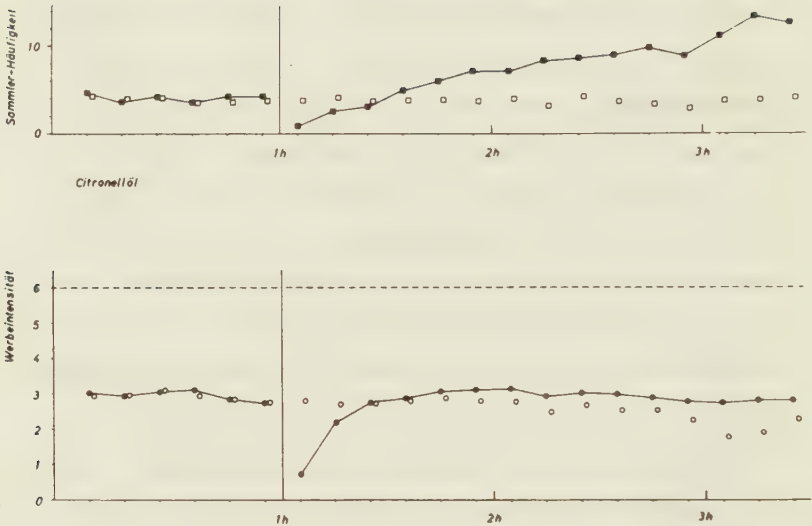


Abb. 4

Abb.4-10: Änderungen der mittleren Sammler-Häufigkeiten (oben:1) und Werbeintensitäten (unten:2) in der Zeit; Angabe des Bezugs-Duftstoffs in der Abbildung; ■ und ● Versuchsgruppen, □ und ○ Kontrollgruppen; Abszissen: Stunden nach Versuchsbeginn, Duftzugabe nach 1 h; Ordinaten: mittlere Zahl der Besucher am Futterplatz (Stichproben in 10-Minuten-Abständen) bzw. mittlere Werbeintensität

Verlauf der Werbeaktivität während der Dauer eines Versuchsplans ist aus Abb. 4₂ - 10₂ zu ersehen. - Abb. 13₂ (S. 61) zeigt die Anteile der einzelnen Verhaltensweisen bei 13 Citronellöl-Versuchen.

C II b Wirkung ätherischer Duftstoffe auf die Sammelintensität; Vergleich der zeitlichen Veränderung von Werbeintensität und Sammler-Häufigkeit (Abb. 4 - 10)

Obwohl sich die Tanzbereitschaft und die Werbeintensität der Zellulose-Sammler bei meinen Versuchen durch den Duft der ätherischen Öle nicht wesentlich steigern ließ, kamen nach der Duftzugabe doch regelmäßig und deutlich mehr Bienen zur bedufteten als zur unbedufteten Zellulose.

In Abständen von 10 Minuten zählte ich stichprobenartig die Anzahl der höselnden Bienen an jedem der beiden Plätze (s. S. 21 u. Abb. 1, Spalte 4,5). Alle Protokolle aus Versuchen mit demselben Duftstoff wurden zusammen ausgewertet und aus den zusammengefaßten analogen 10-Minuten-Abschnitten die mittleren Besuchs-Häufigkeiten errechnet (S. 31 f). Als Beispiel für eine solche zeitliche Abfolge der Mittelwerte kann die Zusammenfassung der Werte aus den Versuchen mit Citronellöl dienen (Abb. 4₁). In diesem Fall war für jeden Mittelwert $n = 13$.

Bei den Kontrollbienen, die nur unbeduftetes Zellulosepulver sammelten, blieb die mittlere Stichproben-Häufigkeit der Sammler über die ganze Ver -

suchszeit angenähert konstant.- Bei den Versuchsgruppen veränderte sich während der Phase a, während der die Bienen ebenfalls duftloses Zellulosepulver sammelten, die mittlere Häufigkeit nicht wesentlich und lag auf etwa derselben Höhe wie die Kontrollwerte. Nach der Duftzugabe sank die Zahl der Sammler und deren Werbeintensität zunächst ab. Danach erhöhte sich die Anzahl stetig und überstieg im Mittel beim 4. Stichprobenwert nach der Duftzugabe den Kontrollwert. Nach der auf S.31 erwähnten formalen Berechnung ist vom 6. Stichprobenwert nach der Duftzugabe an bei den Citronell-Versuchen der Unterschied zwischen Versuchs- und Kontrollgruppen mit $P < 5\%$ statistisch gesichert.

Abb. 4₂ zeigt zum Vergleich die zugehörigen Kurven der Werbeintensität aus denselben 13 Citronell-Versuchen. Die Symbole für Versuchs- und Kontrollgruppen sind übernommen. Die Zeitachse hat dieselbe Intervalleinteilung wie in Abb. 4₁. Als Ordinaten sind die Intensitätsstufen für die Werbeintensität abgetragen (vgl. S. 38). Das bereits in Abb.3₂ (S.38) dargestellte Ergebnis ist hier zeitlich feiner aufgeschlüsselt (Methode S. 31).

Bei den Kontrollgruppen blieb die Besucherzahl im Mittel ungefähr konstant, während die Werbeaktivität gering, aber stetig abnahm. - Bei den Versuchsgruppen gab es zunächst einen Abfall sowohl bei der Zahl der

Sammler wie in der Werbeintensität. Dann stieg, obwohl sich die Werbeaktivität nicht merklich über das Ausgangsniveau erhob und im Durchschnitt weit unterhalb der Tanzstufe lag, die Zahl der Sammler am beduften Platz deutlich an (Abb.4).

Bei den anderen Duftstoffen gab es im wesentlichen das gleiche Ergebnis, wie die Gegenüberstellung der Zeitverlaufskurven von mittlerer Werbeaktivität und mittlerer Sammlerhäufigkeit anschaulich macht (Abb. 5 bis 10). Auch hier kamen, anscheinend ohne deutlich stärkere Werbeaktionen der bisherigen Sammler, nach der Duftzugabe zeitweise mehr Bienen zum Futterplatz als vorher. Bei Citronellöl und Rosenöl stieg dabei die Zahl der Sammler im Mittel bis zum Ende der Versuchszeit weiter an. Bei den übrigen Duftstoffen blieb die Besucherzahl nach einer Anstiegsphase etwa auf der erreichten Höhe oder fiel am Ende wieder ab. Wahrscheinlich kommen diese Unterschiede zwischen den Duftstoff-Serien so zustande, daß bei den Citronellöl- und Rosenöl-Versuchen mehr ehemalige Sammler als bei den anderen Duftstoffen die Futterplätze kannten und nun nach und nach bis zum Ende der Versuchszeit mobilisiert wurden, während sonst das "Reservoir" dieser potentiellen Sammler im Stock bald erschöpft war. Vielleicht sind aber auch Neulinge angeworben oder angelockt worden, besonders bei den Citronellöl- und Rosenöl-Versuchen. Welcher Fall

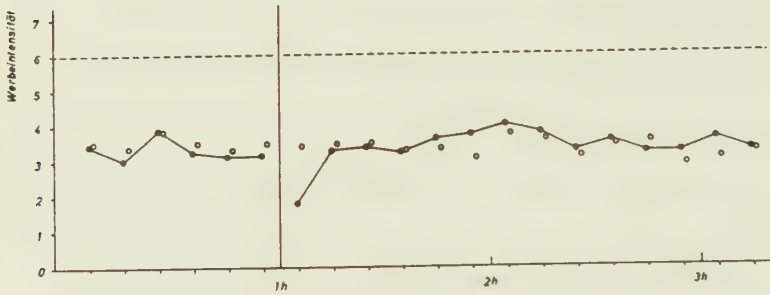
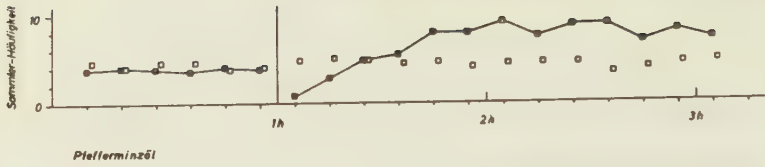


Abb. 5, Legende s. Abb. 4

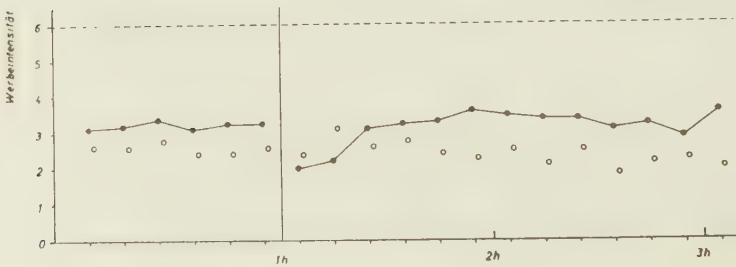
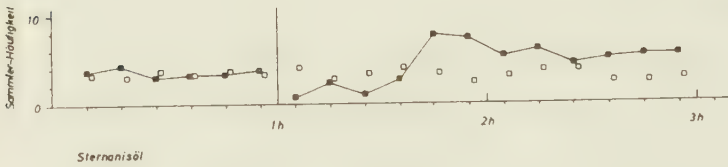


Abb. 6, Legende s. Abb. 4

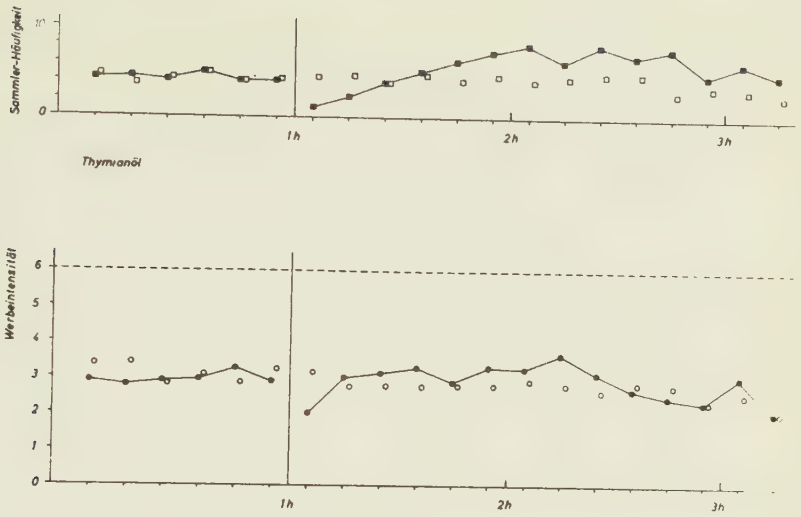


Abb. 7, Legende s. Abb. 4

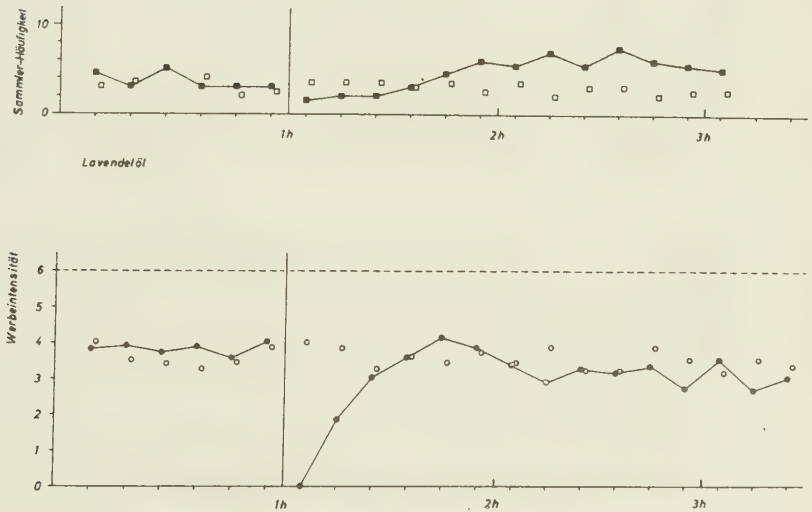


Abb. 8, Legende s. Abb. 4

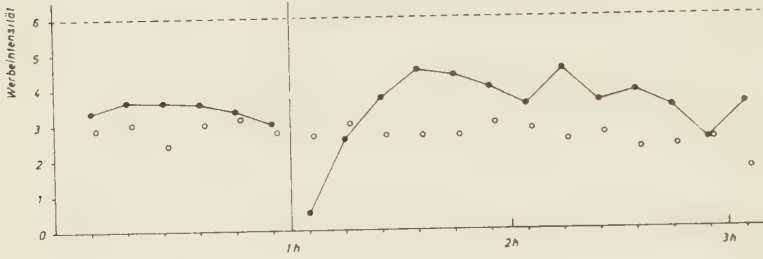
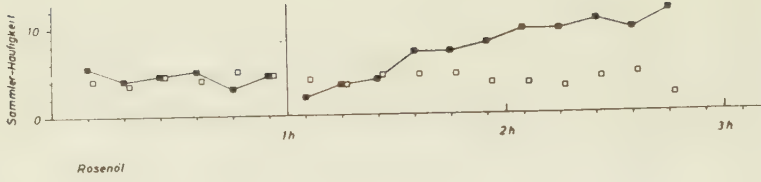


Abb. 9, Legende s. Abb. 4

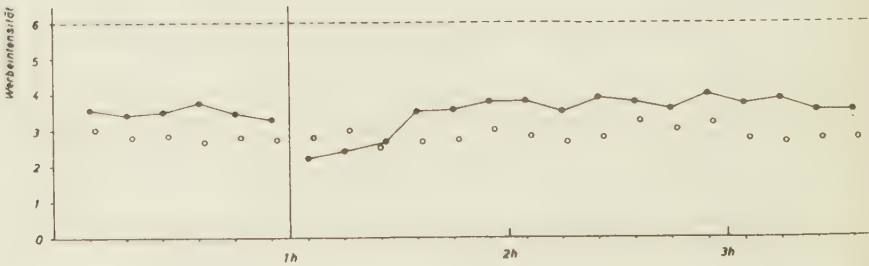
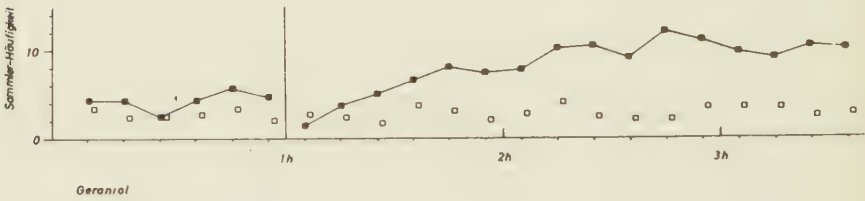


Abb.10, Legende s. Abb. 4

zutrifft und welche Faktoren außer dem Duft beteiligt sind, ist noch nicht endgültig geklärt (vgl. S. 50f).

Daß die Kontrollwerte der Werbeintensität in einigen Fällen - Sternanisöl, Rosenöl, Geraniol - bereits in der Vorphase a unterhalb der Versuchswerte lagen (Abb. 6, 9, 10), ist auf S. 39 f begründet.

Im Ganzen bestätigen die Befunde die Beobachtung v. FRISCHs (1923, vgl. auch JOHNSON und WENNER 1966), daß eine Biene, auch ohne zu tanzen, schon durch bloßes Mitbringen des Dufts in den Stock andere Bienen zum Ausfliegen und Sammeln veranlassen kann. Es war im Stock häufig zu sehen, wie bisher ruhig sitzende Bienen auf eine Sammlerin zu - und ihr nacheilten, wenn diese in 1 bis 2 cm, seltener auch über 3 cm Entfernung mit bedufteter Zellulose vorbeilief und dabei kein auffälliges Verhalten wie Zittern, Schütteln, Tanzansätze (S. 37) zeigte und auch nicht tanzte. Allerdings hatte ich bei der gegebenen Versuchsanordnung keine Gelegenheit, die Nachläuferinnen systematisch weiterzuverfolgen.

C II c Orientierung nach dem Duft der Zellulose

1.) Zellulose mit einem für die Bienen fremden Duft, die ich am Futterplatz neben der Zellulose mit dem Dressurduft aufstellte, wurde zwar angefliegen und umschwärmt; sie regte aber in keinem Fall zum regulären Sammeln an. Dagegen nahmen die Bienen während des Ver-

suchs angebotene Zellulose, die auch den Versuchsduft hatte, leicht an, selbst in 1 bis 3 m Entfernung vom ursprünglichen Futterplatz. Für diese Kontrollen wurden frische Gläser verwendet, um eine Orientierung nach dem Bienengeruch oder der Anwesenheit anderer Bienen zu vermeiden (KALMUS & RIBBANDS 1952, KALMUS 1954, RIBBANDS 1954, 1955, LECOMTE 1957).

Auch bei diesen Tests nahm - bei unverändert geringer Werbeaktivität (Stufen 2 und 3) - die Zahl der Sammler am Futterplatz zu. Da auch die zusätzlichen Sammler nur Zellulose mit dem Versuchsduft höselten und ihn nicht mit dem Kontrollduft verwechselten, ist es wahrscheinlich, daß sie, die ohne Tänze "angeworben" waren, den Versuchsduft an den Höschen der ursprünglichen Sammler beachtet und sich an dem Duft orientiert hatten. Für solche Bienen, die vorher auf den Duft und den Futterplatz eingeflogen waren und durch den bekannten Duft zum erneuten Sammeln angestoßen wurden, entspricht diese Erklärung ganz den Erfahrungen, die v.FRISCH (1923) mit Zuckerwasser-Sammeln und blütenbesuchenden Bienen gemacht hat. Ob sich bei meinen Versuchen auch unerfahrene Neuankömmlinge, die Duft und Futterplatz vorher noch gar nicht kannten, unter den ohne Tänze "angeworbenen" Bienen befanden, läßt sich nicht sicher sagen. Es ist aber wahrscheinlich, weil die eingeflogenen und dressierten Bienen nach Möglichkeit vollzählig markiert wur-

den, und weil bei den Versuchen meist einige ungezeichnete Sammler hinzukamen.

2.) v.FRISCH (1923, S. 84 ff.) hat gezeigt, daß die Pollensammler sich eher nach dem Duft des Pollens orientieren als nach dem Duft der Kronblätter, wenn eine Konkurrenz zwischen diesen beiden Duftquellen besteht (s.S. 2 f). Analoge Versuche unter den künstlichen Bedingungen des Zellulose-Sammelns führten zu entsprechenden Ergebnissen.

Beim ersten Versuch am 22.5.1965 war eine Gruppe von Bienen auf Pfefferminzöl- beduftetes Zellulosepulver dressiert, das sie aus einer Petrischale (runde, weiße, duftlose Fließpapier-Unterlage) höselten. Um 9 h sammelten zwölf Bienen am Futterplatz, eine Stichprobe um 10 h ergab zehn Bienen. Um 10 h wurde die Petrischale samt Unterlage vorsichtig entfernt. An ihre Stelle wurden nebeneinander zwei Petrischalen (A und B) aufgestellt. A enthielt Pfefferminz-Zellulose, die Filterpapierunterlage war mit vier Tropfen Thymianöl beduftet. B enthielt umgekehrt Thymian-beduftete Zellulose und eine Pfefferminz-beduftete Unterlage. Für den menschlichen Geruchssinn dominierte in einer Entfernung von 10cm senkrecht über der Schale jeweils der Duft der Unterlage. Der Duft des Pulvers war erst aus 3cm Entfernung deutlich und spezifisch. In 6cm Entfernung von der Schale herrschte für die menschliche Nase ein Mischgeruch. - Alle 10 sec. wurden die über jeder der beiden Schalen höselnden Bienen gezählt. Weil die erste Wahl entscheidend war, mußte

Tab. 1 : Orientierung am Duft der Zellulose

Spalte:	0	1	2	3	4	5
Dressur auf Zellulose mit	:	P	P	P	S	P
Wahlgefäße Duft der Zellulose	:	P T	P T	P T	S P	P S
Duft der Umgebung	:	T P	T P	T P	P S	S P

Häufigkeit der Sammler je Stichprobe (Sp.0)

Stichproben, Abst.10 sec.:	1.	6 4	3 4	7 1	- 3	3 1
	2.	7 2	3 1	7 2	- 1	2 2
	3.	6 3	4 2	8 1	- 2	1 -
	4.	6 4	3 1	8 -	1 1	3 2
	5.	6 4	2 1	8 -	1 1	- 3
	6.	7 1	2 2	10 -	1 -	2 -
	7.	7 2	3 -	9 1	2 -	4 1
	8.	6 2	4 1	7 2	1 1	2 1
	9.	7 3	4 2	9 -	3 2	5 -
	10.	6 4	3 2	9 -	3 2	3 -
	11.	7 3	5 1	8 -	- 2	4 3
	12.	7 2	4 2	8 1	1 -	- 2
	13.	6 4	3 -	10 1	2 2	3 -
	14.	6 4	4 -	11 -	- 2	2 1
	15.	5 4	4 1	11 -	2 2	4 2
	16.	6 3	6 1	9 -	3 -	4 2
	17.	6 4	5 -	8 1	3 -	5 1
	18.	7 2	4 1	8 -	2 1	2 -
	19.	7 2	2 2	9 1	4 -	3 4
	20.	7 1	4 1	9 -	2 -	3 3
	21.	8 1	4 1		2 -	3 3
	22.	7 2	3 2		2 1	5 -
	23.	6 4	4 2		3 -	3 2
	24.	5 5	5 1		2 -	4 3
	25.	7 2	5 -		2 -	2 1
	26.	7 2	4 -		1 1	2 4
	27.	6 4	3 2		3 -	2 4
	28.	7 3	4 -		1 1	4 1
	29.	6 3	5 -		3 2	4 -
	30.	7 2	5 1		3 1	3 -
	31.	7 3	6 -		3 2	4 1
	32.	7 3	4 2		4 2	3 2
	33.	6 4	6 1		5 1	4 3
	34.	6 3	6 1		7 -	5 1
	35.	7 3	6 1		4 3	3 -
	36.	7 3	4 2		3 4	3 -
	37.	7 3	4 1		4 4	4
	38.	6 3	5 -			
	39.	5 3	4 1			
	40.	5 4	4 2			
	41.	7 4				
	42.	6 3				
	43.	7 3				
	44.	7 2				

P = Pfefferminzöl, T = Thymianöl, S.= Sternanisöl

Zu dem Zeitpunkt, der durch einen waagerechten Strich gekennzeichnet ist, fand ein Platzwechsel der Wahlgefäße statt.

das Protokoll unmittelbar nach dem Aufstellen beider Proben beginnen. Es erschien nicht sinnvoll, länger als etwa 10 Minuten lang zu protokollieren, weil später Selbstdressur und Gewöhnung den Versuchsablauf stören konnten.

Die auf Pfefferminz-Zellulose dressierten Bienen bevorzugten in der Mehrheit auch die Pfefferminz-Zellulose auf Thymian-Unterlage vor der reziproken Anordnung. In diesem Fall orientierten sie sich also anscheinend nach dem Duft des zu höselnden Materials und nicht nach dem Duft der Umgebung (Tab.1, Spalte 1); das entspricht v.FRISCHs Befunden an Pollensammlern auf natürlichen Blüten. Es fiel mehrfach auf, daß vom Stock her anfliegende Bienen zunächst auf das Gefäß mit Thymian-Zellulose in Pfefferminz-Umgebung zuflogen, vereinzelt auch hier landeten, dann aber zum Gefäß mit Pfefferminz-Zellulose überwechselten und hier zu höseln anfangen.

Für die Kontrollversuche (Tab.1, Spalte 2-5) war die Methode im wesentlichen die gleiche, nur daß statt der Petrischale auf Papierunterlage hier Papiertrichter verwendet wurden, in denen sich die beduftete Zellulose befand. Das ätherische Öl, das den Duft der Umgebung bestimmen sollte, wurde auf den Rand des Papiertrichters getropft. Wie beim vorangehend beschriebenen Versuch war auch hier der Duft des Pulvers für die Orientierung der Bienen entscheidend.

Z u s a m m e n f a s s u n g : Die ätherischen Öle Citronellöl, Pfefferminzöl, Sternanisöl, Thymianöl, Lavendelöl, Geraniol und Rosenöl lösten unter den Voraussetzungen meiner Versuchsanordnung bei Zellulosepulver-Sammlern keine Tänze aus, sie steigerten auch die Aktivität unterhalb des Tanzniveaus bei den einzelnen Sammlern nicht merklich. Doch mit Sicherheit beachteten die Bienen den Duft, und zwar spezifisch den, der an das Zellulosepulver gebunden war. Die Sammler orientierten sich am Futterplatz nach dem adressierten Duft und veranlaßten auch ohne Tänze weitere Bienen, auszufliegen und draußen Zellulose mit dem Dressurduft zu sammeln.

C III Wirkung von Pollenextrakten

Während sich die Tanzbereitschaft der Zellulose-Sammler durch die oben genannten ätherischen Öle nicht wesentlich erhöhen ließ, zeigte sich in der Regel ein eklatanter Anstieg der Werbeaktivität, wenn der Zellulose ein Extrakt aus Erlenpollen, Haselpollen oder einem Mischpollen zugefügt wurde.

LOUVEAUX (1958), HÜGEL (1962) und TABER (1963) extrahierten attraktive Komponenten aus Pollen. Als Test benutzten sie die Zahl der anfliegenden Bienen bzw. die Menge des verbrauchten Substrats. Es wurde oben gezeigt, daß ein Duftstoff die Anflug- Häufigkeit steigern kann, ohne daß er das eigentliche Sammelverhalten der einzelnen Biene und ihr an -

schließendes Verhalten im Stock merklich verändert; er dient dann wohl vor allem als Orientierungshilfe.- Als weiteres Kriterium für die Attraktivität des Pollenextrakts nennt LOUVEAUX den deutlich wachsenden Sammeleifer der einzelnen Bienen, die ein Surrogat mit Extrakt im Anschluß an das bloße Surrogat erhalten.

Über den Einfluß der Pollenextrakte auf das Verhalten verhalten liegen meines Wissens Berichte nicht vor. Ich prüfte Extrakte einiger Pollenarten mit der gleichen Fragestellung wie bei den ätherischen Ölen.

Ausgangsmaterial waren handgesammelte Pollen der Schwarzerle (*Alnus glutinosa* L.), der Hasel (*Corylus avellana* L.), der Waldkiefer (*Pinus silvestris* L.) und von Bienen gesammelter Mischpollen. Die Hauptkomponenten des letzteren waren nach mikroskopischer Bestimmung *Taraxacum officinale* L. und Cruciferen. Sammeltechnik und Extraktionsmethode sind auf S. 11 f. beschrieben.

C III a Wirkung von Erlenpollenextrakt auf die Sammelintensität

Vor der Zugabe von Erlenpollenextrakt höselten die Sammlerinnen mit geringem Eifer reines Zellulosepulver. Sie flogen dieses meist zögernd an und umkreisten längere Zeit das Futtergefäß, ehe sie landeten. In der Regel berührten die Bienen das Zellulosepulver nur flüchtig. Beim Landen oder bei kurzen Läufen durch das Futtergefäß stäubten sie sich ein. Auffällige Be-

wegungen der Vorderbeine und der Mundwerkzeuge, wie etwa beim Sammeln von Pollen, waren dabei nicht zu beobachten.

Erhielten die Bienen darauf Zellulose mit Pollenextrakt (Konzentration 2:1, s.S.12), dann änderte sich ihr Verhalten nach einer kurzen Übergangszeit von in der Regel nur wenigen Minuten auffällig. Statt flüchtig und wie "zufällig" durch das Futtergefäß zu laufen, verharreten die Tiere oft an einer Stelle, wobei sie bei leicht eingekrümmtem Körper vor allem die Vorderbeine sehr hastig und "energisch" bewegten, "gezielt" im Substrat wühlten, sich an der Unterseite einstäubten und die von SLADEN (1911, 1912 a,b,c,) und CASTEEL (1912) zuerst beschriebenen Höselbewegungen mit großer Ausdauer und Intensität ausführten. Wenn die Extraktzellulose nicht durchgesiebt war und Klümpchen enthielt, bearbeiteten die Sammler diese Klümpchen mit Mandibeln und Vorderbeinen und bälgt sich ausdauernd mit größeren Stücken herum. Auffällig war das lebhafte Spiel der Antennen. Mehrere Sammler brachten auch den Saugrüssel mit den Zelluloseklümpchen in Kontakt.

An der reinen Zellulose änderte sich die Zahl der anfliegenden Bienen nicht wesentlich (Abb. 11₁, bis 1 h). Versuchs- und Kontrolltiere waren ungefähr gleich häufig. Bei den Kontrollbienen blieb die Zahl der Sammler auch bis zum Ende der Versuchszeit gleich

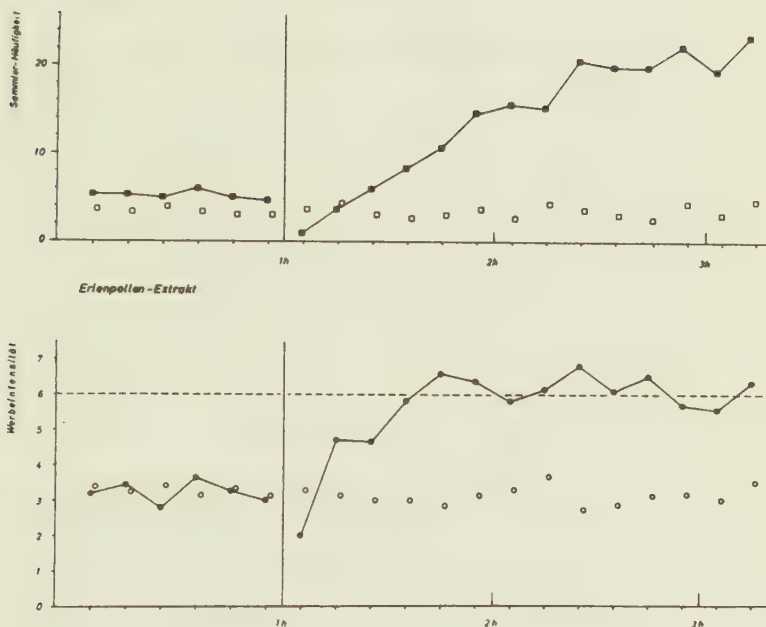


Abb. 11: Zeitverlauf der mittleren Sammler-Häufigkeiten und Werbeintensitäten vor und nach der Zugabe von Erlenpollenextrakt; alle Kurvenpunkte sind Mittel von Messwerten aus drei Versuchen; Bedeutung der Zeichen wie in Abb. 4-10

hoch. Anders war das bei den Versuchsbienen. Unmittelbar nach dem Beködern mit Erlenpollenextrakt sank deren Häufigkeit unter das Kontrollniveau, stieg dann aber ständig bis zum Versuchsende an. Zwei Stunden nach der Zugabe des Extrakts sammelten im Durchschnitt mehr als 20 Bienen die behandelte Zellulose, während es vorher bei reiner Zellulose nur etwa 5 Tiere waren (Abb. 11₁; die Darstellung faßt drei Versuche mit Erlenpollenextrakt zusammen. Jeder Punkt ist ein Mittelwert aus drei analogen 10-Minuten-Stichproben). Das Ergebnis bestätigt die Beobachtungen von LOUVEAUX (1958), HÜGEL (1962) und TABER (1963).

C III b Wirkung von Erlenpollenextrakt auf die Werbeintensität

In den Versuchen mit Erlenpollenextrakt, aus denen die geschilderten Daten der Sammler-Häufigkeit (Abb. 11₁) stammen, protokollierte ich auch das Werbeverhalten der Sammler im Stock (Abb. 11₂).

Bei reiner Zellulose lag die Werbeaktivität von Versuchs- und Kontrollbienen auf dem gleichen Niveau, im Durchschnitt wenig über der Intensitätsstufe 3: "hastiges Durchlaufen". In den ersten zehn Minuten nach dem Ausstellen der Zellulose mit Erlenpollenextrakt sank bei den Versuchsgruppen die mittlere Werbeintensität zunächst unter das Niveau der Kontrollgruppen. Doch bereits zwischen 10 und 20 Minuten nach der Extraktzugabe erhöhten die Versuchsbienen ihre Werbeaktivität im

Mittel um mehr als eine Intensitätsstufe über die der Kontrolltiere, steigerten sich dann bis zu regulären Rundtänzen (Stufe 6) und hielten dieses Niveau bis zum Schluß der Versuchszeit (Abb. 11₂).

Für die statistische Auswertung faßte ich die Einzelheiten der drei Versuche nicht wie vorher in 10-Minuten-Intervallen, sondern zu den weiter oben schon mehrfach besprochenen drei Phasen a (eine Stunde vor Zugabe des Agens), b (eine halbe Stunde nach dem Eingriff) und c (Rest der Versuchszeit) zusammen (Abb.12).

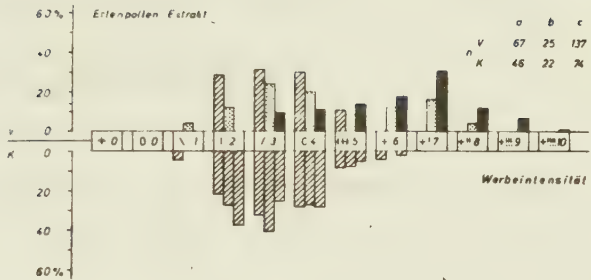
Der Anstieg der mittleren Werbeintensität bei den Versuchsbienen in der Phase b ist gegenüber dem Wert der eigenen Phase a und dem Kontrollwert der Phase b knapp gesichert ($P < 5\%$). - Die Extraktsammler steigern in der Phase c ihre Aktivität gegenüber dem eigenen Niveau der Vorphase a und allen Kontrollwerten hoch signifikant ($P < 1\%$). Auch das weitere Ansteigen in der Phase c gegenüber b ist statistisch gesichert ($P < 1\%$).

Im Durchschnitt wurden unter dem Einfluß von Erlenpollenextrakt (Konz. 2:1) Rundtänze von weniger als 30 Sekunden Dauer ausgelöst. Häufig reagierten die einzelnen Sammler aber mit länger anhaltenden Tänzen. Bienen, die vorher nicht getanzt hatten, führten nach Sammelflügen zu Extrakt-Zellulose Tänze von 2 Minuten und längerer Dauer auf, und Tänze von 90



Abb. 12: Wirkung von Erlenpollen Extrakt
auf die Werbeintensität
Legende: vgl. Abb. 3

13₁



13₂

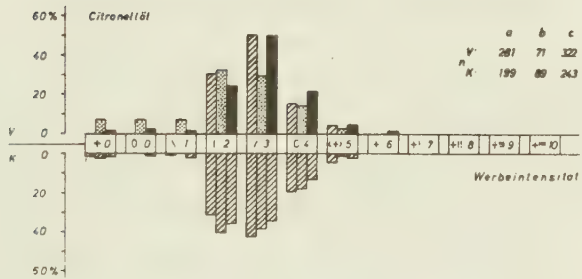


Abb. 13: Relative Häufigkeit der einzelnen Werbe-Verhaltensweisen in den verschiedenen Versuchsphasen

Bei jeder Verhaltensstufe sind für Versuchs- (V) und Kontroll (K) - Bienen drei Säulen gezeichnet, von denen die linke für Phase a, die mittlere für Phase b und die rechte für Phase c gilt.

Sekunden Dauer waren die häufigste Verhaltensweise (Abb.13₁).

Bei den C i t r o n e l l ö l - Versuchen, die zum Vergleich noch einmal aufgenommen sind (Abb.13₂), veränderte sich dagegen das Werbeverhalten der Sammler nicht deutlich. Nach der Duftzugabe zeigten die Versuchsbienen ein ähnliches Spektrum der einzelnen Intensitätsstufen wie vorher und wie die Kontrolltiere. "Einfaches Durchlaufen" und "Hastiges Durchlaufen" traten auch nach Sammelflügen zu bedufteter Zellulose am häufigsten auf. In der ersten halben Stunde nach der Duftzugabe zeigten die Versuchsbienen auffällig oft Zittertänze, "Rückkehr ohne Höschen" und "Langsames Durchlaufen". - In das Diagramm für Citronellöl gehen die Daten aus 13 Versuchen ein, die bereits weiter oben (S. 37 ff.) besprochen wurden. Dort sind auch die Mittelwerte der Verteilungen und ihre statistische Abgrenzung zu finden. - Die Häufigkeiten der einzelnen Verhaltensweisen folgen bei den zusammengefaßten Citronell-Versuchen in allen Versuchsphasen ungefähr einer Normalverteilung.

In den Versuchen mit E r l e n p o l l e n - Extrakt (Abb.13₁) sind die Häufigkeiten sowohl bei den Kontrollbienen (K) an reiner Zellulose wie bei den Extrakt-Sammlern (V) in der Phase c (schwarze Säulen) etwa normal verteilt. Bei den Versuchsbienen in der Phase b (punktierte Säulen) deutet sich eine Zwei-

gipfligkeit an, die aber, ebenso wie die abweichende Verteilung in der Phase a der Versuchsbienen, aufgrund der geringen Zahl der Werte zufallsbedingt sein kann. Die Mittelwerte dieser Verteilungen sind dieselben, die in Abb. 12 dargestellt und statistisch abgegrenzt sind.

C III c Änderung der Extraktkonzentration

Um zu prüfen, welchen Einfluß die Konzentration des Erlenpollenextrakts in der Zellulose (S.12) auf das Werbeverhalten hat, gab ich den Versuchsbienen im Anschluß an den dritten Versuch mit Pollenextrakt 2:1 (s.vorig. Kap.) Zellulose mit der doppelten Extraktkonzentration (4:1).

Während die Sammler bei der Konzentration 2:1 im Durchschnitt Rundtänze bis zu 30 sec. Dauer (Stufe 6) aufführten, tanzten sie bei der höheren Extraktkonzentration im Mittel länger als 120 sec. (Stufe 9; Abb. 14₁). Der Anstieg der Tanzdauer ist statistisch gesichert ($P < 1\%$).

Bei den Kontrollbienen, die während der ganzen Zeit reines Zellulosepulver sammelten, sank währenddessen die mittlere Werbeaktivität um etwa eine halbe Stufe ab. Der Vergleich zwischen Versuchs- und Kontrollgruppe ist dadurch erschwert, daß sie bereits in der Vorphase verschiedenes Material sammelten und dadurch auf verschiedenem Niveau der Werbeintensität standen.



Phase : a' b'
n V : 45 24
n K : 15 11

14₁



Phase : a' b'
n V : 21 21
n K : 13 13

14₂

Abb. 14: Wirkung erhöhter Erlenpollen-Extrakt-Konzentration auf die Werbeintensität (Konz. 2:1 → 4:1)

14₁: Offene Darbietung des Substrats

14₂: Darbietung des Substrats im Dunkeln (s.S. 75)

Legende: vgl. Abb.3

Eine echte Kontrollgruppe hätte ebenfalls von Anfang an Erlenpollenextrakt 2:1 erhalten müssen. Das war aber nicht möglich, weil der geringe Vorrat an Extrakt für andere Versuche gebraucht wurde. Bei der "Kontrollgruppe" kann allenfalls die Tendenz berücksichtigt werden.

Ein weiterer Versuch dieser Art, mit veränderter Methode, aber ähnlichem Ergebnis, ist auf S. 75 ff. geschildert (Abb. 14₂). - Die Ergebnisse stehen im Einklang mit der Beobachtung von LOUVEAUX (1958), daß der Sammeleifer von der Konzentration einer attraktiven Fraktion im Pollenextrakt abhängt (vgl. auch S. 25)

In den Abbildungen 14₁ und 14₂ sind bei Versuchs- und Kontrollgruppe nur je zwei Mittelwerte gegenübergestellt: vor (a') und nach (b'c') der Konzentrationserhöhung. Eine Zwischenphase, entsprechend b in früheren Abbildungen (z.B. 12), wurde in diesem Fall nicht berücksichtigt. Die Phasenbezeichnung (a') bedeutet hier allgemein "1 h lang vor dem Eingriff", während (a) "1 h lang bei unbehandeltem Zellulosepulver vor dem Eingriff" bedeutete. Entsprechendes gilt für (b') und (c').

C III d Versuche mit anderen Pollenarten

Mit H a s e l p o l l e n - Extrakt wurden systematische Versuchsserien nach dem geschilderten Schema (S. 20 ff.) nicht durchgeführt, weil der Extrakt nicht

15₁

15₂

Misch- Kiefern-
pollen- pollen-
extrakt extrakt

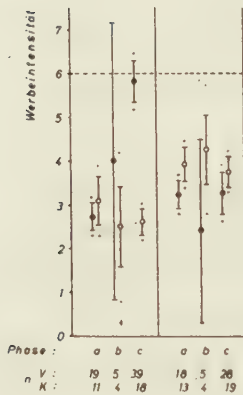


Abb. 15: Wirkung eines Mischpollen-
und eines Kiefernpollen-
extrakts auf die Werbeintensität
Legende: vgl. Abb. 3

in ausreichender Menge verfügbar war. - Bei kurzen qualitativen Tests nahmen die Bienen Zellulosepulver, das einen Haselpollen-Ätherextrakt in der Konzentration 2:1 enthielt, in der Regel leicht an und hieselten und tanzten ähnlich intensiv wie bei Zellulose mit Erlenpollenextrakt. Standen die Extrakte von Erlenpollen und Haselpollen an Zellulose am Futterplatz nebeneinander, so wurden sie von Bienen, die an einer der beiden Sorten gesammelt hatten, in etwa gleicher Häufigkeit angenommen. Wurden nicht die an Zellulose gebundenen Extrakte sondern Haselpollen und Erlenpollen selbst aufgestellt, so blieb die Mehrheit der Bienen bei der adressierten Pollenart.

Im Gegensatz zu LOUVEAUX, HÜGEL und TABER gelang es mir nicht, den Pollen durch Extraktion ganz unattraktiv zu machen. Selbst nach einer Extraktion von 30 Tagen Dauer (Methode S. 11) wurde ein Rückstand von Haselpollen noch gut angenommen; er löste vereinzelt Tänze aus.

M i s c h p o l l e n . Ein von Bienen gesammeltes Pollengemisch (s.S. 11) mit den Hauptkomponenten Löwenzahn- und Cruciferenpollen wurde getrocknet, zerkleinert und mit Äther im Rückfluß-Heiß-Extraktor extrahiert. Das Ergebnis der Versuchsserie mit diesem an Zellulose gebundenen Extrakt ist in Abb. 15₁ dargestellt. Die Werbeaktivität der Versuchsbienen liegt bei reiner Zellulose (Phase a) unterhalb der Stufe 3.

Mit extrakthaltiger Zellulose steigt die Werbeaktivität stark an. Das Vertrauensintervall des Mittelwerts in der Phase c ist gegen das Ausgangsniveau a und alle Kontrollwerte statistisch gesichert ($P < 1\%$) und schließt die Stufe 6 "Regulärer Rundtanz bis zu 30 sec. Dauer" ein. Auch unter dem Einfluß dem Mischpollenextrakts stieg also die Werbeintensität an, und Tänze wurden ausgelöst. Die Kontrollbienen verharrten währenddessen ungefähr auf dem Ausgangsniveau: Die Werbeintensität sank im Mittel leicht, wenn auch nicht signifikant, ab.

K i e f e r n p o l l e n (*Pinus silvestris*) wird von frei ausfliegenden Bienen gesammelt; die Menge der eingetragenen Höschen entspricht jedoch nicht dem überreichen Angebot während der Kiefernblüte (LOUVEAUX 1958 u. WAHL, mdl.Mitt.). - Im Versuchsraum abgesperrte und auf Zellulose dressierte Bienen nahmen handgesammelten Kiefernpollen zögernd an, ließen ihn aber regelmäßig im Stich, wenn er über mehrere Stunden mit einem Mischpollen (vorwiegend Löwenzahn und Cruciferen) konkurrierte. Von 130 registrierten Sammelflügen an reinem Kiefernpollen waren nur 18 = 13,8% von Rundtänzen begleitet. Bei Haselpollen, Erlenpollen und Mischpollen tanzten unter vergleichbaren Bedingungen nahezu alle Sammler. Die Aussage stützt sich auf eine große Zahl von Gelegenheitsbeobachtungen. Eigene systematische Versuche liegen dazu nicht vor.

Ein E x t r a k t aus Kiefernpollen (Ätherextraktion, Methode S. 11) beeinflusste die Werbeaktivität der Sammler nicht merklich (Abb. 15₂).

C III e Versuche mit pollenfrei aufgezogenen Bienen

Bei der Spontaneität, mit der die Sammler auf die Extrakte aus einigen Pollenarten reagierten, trat die Frage auf, ob den Bienen die Kenntnis der attraktiven Substanzen a n g e b o r e n ist oder ob sie diese Kenntnis e r w e r b e n (Diskussion der Problematik bei LORENZ, 1961). Denkbar wäre ein solcher Lernvorgang in den ersten Imaginaltagen oder sogar während der Larvenzeit (vgl. BORELL DU VERNAY 1942, THORPE 1939, CUSHING 1941), wenn sie sich hauptsächlich von Pollen ernähren. Zur Klärung dieser Frage zog ich Bienen ohne Pollen auf und gab ihnen - auch schon in der Larvenzeit - Sojamehl als Proteinnahrung (Sojapoll Extra, s.S. 8).

Nach der Erfahrung der Imker nehmen die Bienen Sojamehl nur in Zeiten des Pollenmangels an. WAHL (1954, 1963, 1966) berichtet, daß in seinen Versuchen Sojamehl weit weniger attraktiv war als natürliche Pollenarten. Von meiner ständigen Sojafutterstelle in der Winterhalle (s.S. 8) liegt neben einigen fortlaufenden Protokollen eine große Zahl von Gelegenheitsbeobachtungen über Sammel- und Werbeverhalten vor. Danach ist Sojamehl nicht deutlich attraktiver als Zellulosepulver unter vergleichbaren Bedingungen. Einen an Zellulosepulver gebundenen Ätherextrakt aus Sojamehl (Konzen-

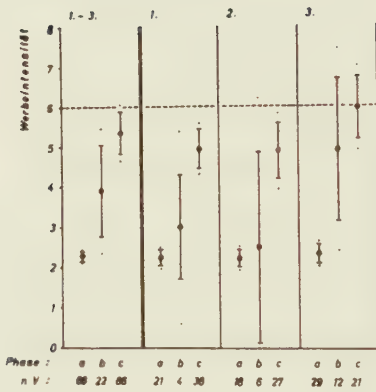


Abb. 16 : Wirkung von Erlenpollen-Extrakt auf die Werbeintensität pollenfrei aufgezogener Bienen

1,2,3: Einzelversuche in zeitlicher Reihenfolge

1 - 3: Zusammengefasstes Ergebnis

Legende: vgl. Abb. 3

tration 2:1, vgl. S. 12) nahmen Zuckerwassersammler in neun Tests nicht an, auch nicht solche Bienen, die vorher Sojamehl gesammelt hatten. Nach diesen Beobachtungen enthält das Sojamehl anscheinend keinen mit Äther extrahierbaren Attraktivstoff, der den Substanzen in den genannten Pollenextrakten entspricht.

Die pollenfremde Aufzucht ging nach der auf S.9 ff. beschriebenen Methode vonstatten. Das Völkchen aus β -Bienen, die auch als Larven nur Sojamehl als Proteinahrung erhalten hatten, stellte ich mit seinem Ein-Waben-Kästchen im Inneren eines kleinen Beobachtungsstocks (v.FRISCH 1923) im Flugzelt auf. Über Sternanis-beduftetes Zuckerwasser und Zellulosepulver mit demselben Duft wurden neun Bienen an unbeduftetes Zellulosepulver dressiert und markiert. Bei der Dressur verhielten sich die Sammler nicht merklich anders als die in der Winterhalle. Eine Kontrollgruppe konnte allerdings bei der Enge des Zelts nicht gebildet werden.

Werbeverhalten

In drei Versuchen beobachtete ich das Werbeverhalten der β -Sammler beim Wechsel von reinem Zellulosepulver zu Zellulose mit E r l e n p o l l e n e x t r a k t (Konz. 2:1).

Schon bei der ersten Begegnung der pollenfrei aufgezogenen Bienen mit Erlenpollenextrakt steigerte sich ihre Werbeintensität signifikant ($P < 1\%$, Abb.16). Das Maß der Steigerung ist dem Ansteigen in den folgenden

beiden Versuchen vergleichbar, ebenso dem Ansteigen, das normale Bienen zeigen, die unter natürlichen Bedingungen aufgewachsen oder schon früher mit Pollen in Berührung gekommen waren. Zwar erreichten die β -Bienen beim ersten und zweiten Versuch nach der Zugabe des Extrakts im Mittel nicht die Intensitätsstufe 6 (regulärer Rundtanz bis zu 30 sec. Dauer; Abb. 16_{2,3}), ein Teil der Sammler führte aber nach der Zugabe des Extrakts Rundtänze auf: beim ersten Versuch 11 Tänze von weniger als 30 sec. Dauer, 4 zwischen 30 und 60 sec. und 1 zwischen 60 und 90 sec. Dauer bei insgesamt 42 registrierten Sammelflügen nach der Extraktzugabe. In der Phase a waren bei 21 Sammelflügen Tänze nicht zu beobachten (Protokoll-Daten, hier nicht graphisch dargestellt).

Sammelverhalten

Auch die Zahl der Sammler vergrößerte sich nach der Zugabe des Erlenpollenextrakts bei jedem der drei Versuche auf mehr als das Doppelte der Ausgangszahl. Das Verhalten der β -Sammler an der Extraktzellulose unterschied sich nicht deutlich von dem normaler Bienen. Auch sie scharrtten mit den Vorderbeinen und balgten sich mit Klümpchen aus Extraktzellulose. Als das Gefäß entfernt war, suchten sie sehr ausdauernd auf der Unterlage und höselten den spärlich verstreuten Staub. Eine Petrischale mit Extraktzellulose, die mit Drahtgaze abgedeckt war, suchten sie ausdauernd ab und steck-

ten Rüssel und Antennen durch die Maschen. - Später ließ ich das Völkchen frei fliegen. Die Bienen trugen verschiedene Arten Pollen ein, tanzten und brüteten normal.

95 γ - Bienen der zweiten ganz pollenfrei aufgezogenen Larven-"Generation", die von den δ - Bienen v o r deren Kontakt mit Pollen auf Sojamehl-Nektarin erbrütet worden waren und im Thermostaten schlüpften, wurden gezeichnet und in das inzwischen frei ausfliegende β - Völkchen gebracht. Mindestens 15 γ - Bienen beteiligten sich daraufhin am Pollensammeln und zeigten Rund- und Schwänzeltänze.

Z u s a m m e n f a s s e n d läßt sich über die Wirkung der untersuchten Pollenextrakte auf das Sammel und Werbeverhalten der Zellulosesammler sagen: Unter dem Einfluß von Ätherextrakten aus handgesammelten Erlen- und Haselpollen und aus einem von Bienen gesammelten Pollengemisch (Hauptkomponenten Löwenzahn und Cruciferen) steigerte sich die Werbeaktivität der Sammler von einem Niveau unterhalb von Tanzansätzen bis zu regulären Rundtänzen. Die Zahl der Sammler am Futterplatz nahm dabei stark zu. Die Tanzdauer steigerte sich, wenn die Konzentration des Erlenpollenextrakts an der Zellulose erhöht wurde. Die Kenntnis der attraktiven Komponenten im Erlenpollen scheint den Bienen angeboren zu sein.

C III f A n h a n g: Vorversuche zur Frage der Sinnesqualität
bei der Wahrnehmung der attraktiven Komponenten im
Pollen

Zur Frage, w i e die Bienen die Anwesenheit der attraktiven Komponenten im Pollenextrakt und im Pollen selbst wahrnehmen, habe ich erste orientierende Vorversuche durchgeführt, deren Ergebnisse kurz genannt seien. Die konzentrationsabhängige Attraktivität des Pollenextrakts deutet auf die Möglichkeit hin, daß Geruch oder Geschmack für seine Wahrnehmung verantwortlich sind (vgl. auch LEVIN & BOHART 1955, LOUVEAUX 1958). Aber auch die Farbe und die mechanische Beschaffenheit des Höselmaterials könnten eine Rolle spielen.

F a r b e

Für die Möglichkeit, daß auch die Pollenfarbe wirksam sein kann, sprechen folgende Beobachtungen:

1. An Erlenpollen, der mit einer Glasplatte abgedeckt war, gab es einzelne spontane Anflüge von Bienen, die vorher nicht mit Erlenpollen in Berührung gekommen waren (vgl. zu OETTINGEN-SPIELBERG 1949).
2. Verschiedene Pulverfarben, die mit Zellulosepulver gemischt waren, wurden von den Sammlern beachtet (z.B. Gelb gegen Blau und gegen Weiß).
3. Beim Extrahieren des Pollens wurden gelbe Farbstoffe mit-extrahiert. Bei Versuchen mit aufgetrenntem Pollenextrakt beobachtete ich manchmal eine Bevorzugung der gefärbten Fraktionen.

Gegen eine ausschließliche Attraktivwirkung der Pollenfarbstoffe spricht andererseits, daß Bienen, die darauf dressiert waren, durch ein kleines Loch in ein schwarz ausgekleidetes Blechgefäß hineinzufiegen und im Dunkeln Zellulose mit Pollenextrakt zu höseln, bei Erhöhung der Extraktkonzentration ihre Werbeaktivität steigerten (Abb. 14₂, S. 64). Die Lichtintensität am Boden des Gefäßes betrug weniger als 0,1 Lux.

Auch die Tatsache, daß die Bienen Naturpollen unterschiedlicher Farbe eintragen, erschwert die Vorstellung, daß die Pollenfarbe allein für die Attraktivität des Pollens verantwortlich ist.

G e s c h m a c k

Nach dem Vorbild der Vergällungsversuche, die v.FRISCH (1934, 1942) und LINDAUER (1948) mit Zuckerwassersammlern durchführten (LINDAUER auch mit Kartoffelstärkesammlern) mischte ich fein zermörsertes Kochsalz, in anderen Versuchen auch Zitronensäure und Chinin in hohen Konzentrationen (i.d.R. 1:1) in den Pollen und erhielt keine merkliche Abschreckung.

Andererseits verstärkten Bienen, die nach bedufteter Zellulose zermörserten und gesiebten P u d e r z u c k e r des gleichen Dufts in gleicher Duftstärke erhielten, ihre Werbeaktivität n i c h t , wie es vielleicht zu erwarten gewesen wäre, wenn man an die Wirkung von Süßstoffen auf Zuckerwassersammler denkt (v.FRISCH 1934, LINDAUER 1948). Allerdings stellten sich einzelne Sammler darauf um, den

Puderzucker aufzulecken, anstatt ihn zu höseln wie die meisten anderen.

Ein Vergleich dieser Beobachtungen mit den entsprechenden Versuchen bei Zuckerwassersammlern ist nicht ohne weiteres möglich. Diese erhalten die Geschmacksstoffe in Lösung, und möglicherweise findet nur dann eine Wahrnehmung statt. Die höselnden Bienen erhielten die Geschmacksstoffe in trockener Form und lösten sie selbst anscheinend nicht in ausreichendem Maß.

G e r u c h

Versuche mit Pollensammlern, denen die Antennen amputiert waren (vgl. v.FRISCH 1921, MARSHALL 1935, FRINGS 1944, FISCHER 1957, DOSTAL 1958), blieben unbefriedigend, da das Verhalten durch die Operation zu stark beeinträchtigt wurde. Bei vier beidseitig amputierten Sammlern, die als einzige zum Futterplatz zurückkamen, war in keinem Fall eine positive Reaktion auf Erlenpollen oder Pollenextrakt zu beobachten, auch nicht bei unmittelbarem Kontakt mit dem Substrat.

Erlenpollen, der so aufgestellt war, daß er weder zu sehen noch zu berühren war, aber so, daß flüchtige Komponenten sich verbreiten konnten, lockte vereinzelte Bienen an. Die Versuche müßten mit Kontrollgefäßen und in verbesserter Anordnung wiederholt werden.

Durch Wasserdampf-Destillation gewonnene flüchtige Komponenten aus Erlenpollen waren für die Bienen nicht

attraktiv, wohl dagegen der getrocknete Pollen-Rückstand. Das war insofern erstaunlich, als der Geruch der Destillationsprodukte für uns (4 Vpn.) dem Erlenpollengeruch weit ähnlicher war als der Geruch des attraktiven Rückstandes.

M e c h a n i s c h e Beschaffenheit des Höselmaterials

In einer kurzen Probeserie stellte ich fest, daß *Lycopodium* - Sporen die Werbeaktivität erhöhten, wenn sie den Bienen im Anschluß an Zellulosepulver gegeben wurden. Die gleichen Tiere beachteten aber einen Ätherextrakt aus *Lycopodium*sporen nicht. Die Sporen sind für uns geruch- und geschmacklos und in ihrer staubartigen Konsistenz den Windblütlerpollen ähnlich.

In Konkurrenz mit Erlenpollen am Futterplatz aufgestellt, waren *Lycopodium*sporen deutlich weniger attraktiv. Selbst solche Bienen, die vorher zwei Tage lang *Lycopodium* gesammelt hatten, gingen in kurzer Zeit zum Pollen über, wenn er neben dem *Lycopodium*-Gefäß aufgestellt wurde.

Mit Paraffinöl lassen sich die *Lycopodium*sporen verkleben; ihre Konsistenz nähert sich dann der von Insektenblütler-Pollen. - Versuche mit Sporen, die mit verschiedenen Mengen von Paraffinöl verklebt waren, brachten bisher keine deutlichen und einheitlichen Unterschiede in der Werbeaktivität der Sammler.

Die starke Wirksamkeit der Pollenextrakte (S. 54 ff.) ist nicht durch mechanische Faktoren zu erklären. Durch

die Zugabe von Pollenextrakten zur Zellulose - mit anschließendem Durchsieben - wurde die mechanische Beschaffenheit des Zellulosepulvers nicht merklich verändert.

Bingetrocknete und zum Höseln völlig ungeeignete Extrakt-Tropfen suchten die Bienen sehr ausdauernd ab und bearbeiteten sie mit Mandibeln, Rüssel und Vorderbeinen. - An trockenen und harten, mit Pollenfallen gesammelten Pollenhöschchen nagten sie so lange herum, bis der abgeschrotete Pollenstaub zum Höseln ausreichte. Diese Beobachtungen sprechen wohl dagegen, daß eine günstige mechanische Beschaffenheit des Substrats der primäre Auslöser des Pollensammelns ist und allein die Attraktivität ausmacht, und sie stützen eher die Annahme einer chemischen oder optischen Attraktivwirkung. Sicherlich werden aber auch an die mechanischen Eigenschaften des Höselmaterials bestimmte Anforderungen gestellt, damit das Sammeln überhaupt möglich wird.

D D i s k u s s i o n

Ein Vergleich der Versuchsergebnisse an ätherischen Ölen und an Pollenextrakten legt den Schluß nahe, daß bei höselnden Bienen zum Auslösen intensiver Werbe-stufen spezifische Pollen-Inhaltsstoffe geeignet oder auch notwendig sind. Die Tiere beachten beim Höseln zwar auch "blumige Duftstoffe", bewerten sie aber anscheinend nicht als Erkennungsmerkmal einer lohnenden Pollenquelle.

Die Höselvorgänge selbst werden ebenfalls leicht durch Pollen-Inhaltsstoffe ausgelöst. Wie bei den Nektar- und Zuckerwassersammlern scheint allerdings auch bei den Pollensammlern die "Annahmeschwelle" niedriger als die "Tanzschwelle" zu liegen, so daß die Sammelbewegungen auch ohne die spezifischen Attraktivstoffe des Pollens ausgelöst werden können.

Für die unterschiedliche Wirkung von ätherischen Ölen auf Zuckerwassersammler (LINDAUER 1948, KASCHEF 1957) und auf höselnde Bienen gibt es mehrere Deutungsmöglichkeiten. Im einfachsten Fall lassen sich Verschiedenheiten der Bienenrasse, des Versuchsraums, der Versuchstechnik usw. für die Unterschiede verantwortlich machen. Um diesen Einwand zu prüfen, führte ich mit KASCHEFs Methode Duftstoffversuche mit Zuckerwassersammlern aus (Kontrollgruppen nach LINDAUER). Citronell- und Pfefferminzöl wirkten nicht ganz so animierend wie bei KASCHEF. Zudem waren meine Ergebnisse uneinheitlich.

Einzelne Bienen, die als Zellulosesammler unter dem Einfluß von Citronellöl ihre Werbeintensität nicht erhöht hatten, wurden auf Zuckerwasser umdressiert. Einige dieser Bienen steigerten nun nach Zugabe desselben Duftstoffs ihre Werbeintensität. In denselben Versuchen blieb aber bei anderen Sammlern der Duftstoff auch nach der Umdressur wirkungslos. Die Duftstärke wurde bei diesen Vergleichsversuchen nach Möglichkeit gleich hoch eingestellt (Beurteilung s.S. 14).

Möglicherweise ist die unterschiedliche Wirkung von ätherischen Duftstoffen auf die Zuckerwassersammler LINDAUERS und KASCHEFS und auf meine Zellulosesammler folgendermaßen zu erklären: LINDAUER ging von einem Niveau der Werbeintensität aus, das nur knapp unterhalb der Tanzschwelle lag, und KASCHEF arbeitete mit bereits tanzenden Bienen und registrierte die Verlängerung ihrer Tanzdauer. - Bei meinen Zellulosesammlern war das Ausgangsniveau der Werbeintensität nicht willkürlich einstellbar wie bei Zuckerwassersammlern durch unterschiedliche Konzentration der Futterlösung. Durch das Zellulosepulver war ein relativ niedriges Ausgangsniveau der Werbeintensität vorgegeben. LINDAUER erwähnt, daß wenig aktive Zuckerwassersammler auch durch ätherische Duftstoffe nicht zum Tanzen gebracht werden können. - In meinen Versuchen war auch unterhalb der Tanzschwelle eine Steigerung nicht nachzuweisen. Es ist nun problematisch, in diesem Bereich Stufen der "Werbeintensität"

festzulegen, weil möglicherweise ein gut Teil Interpretation in die Definitionen mit eingeht. Vorausgesetzt wird z.B., daß Verhaltensänderungen im unteren Bereich, die mit einer Erhöhung der Zucker- oder Pollen-Konzentration einhergehen, den Beginn einer Skala darstellen, deren Stufen oberhalb der Tanzschwelle (bei weiterer Konzentrationserhöhung) durch Verlängerungen der Tanzdauer definiert werden. Bei der Auswahl der Kriterien für diese Verhaltensänderungen setzt die subjektive Beobachtungsfähigkeit enge Grenzen. Sicherlich würden hochfrequente Filmaufnahmen, wenigstens in Vorversuchen, bessere und objektivere Kriterien liefern, sowohl für die Werbe- wie für die Sammelintensität der einzelnen Biene (vgl. BELING 1931, v. FRISCH 1950, HOFFMANN et al. 1956, NEUHAUS u. WOHLGEMUTH 1960, 1961). Aber nicht nur optische, sondern auch andere Merkmale, z.B. akustische (ESCH 1961, 1963; WENNER 1962), können geeignet sein, den Maßstab zu objektivieren und zu standardisieren.

Vielleicht erhält man auch bei höselnden Bienen eine gesteigerte Werbeaktivität, wenn man die ätherischen Duftstoffe einem duftlosen Pollensurrogat zugibt, das allein schon durch seine mechanische Beschaffenheit attraktiver wäre als Zellulosepulver (s.S. 77). Wenn es sich sichern ließe, daß die für uns geruch- und geschmacklosen Lycopodium-Sporen einen auf Bienen wirksamen Attraktivstoff nicht enthalten,

dann eignen sie sich für eine Wiederholung der Duftstoffversuche als Pollensurrogat vielleicht besser als Zellulosepulver.

Wenn die genannten Überlegungen und Einwände zutreffen, sind meine Ergebnisse an Zellosoesammlern nicht ohne weiteres mit denen LINDAUERS und KASCHEFS an Zuckerwassersammlern vergleichbar. Das mag durch methodische Verschiedenheiten bedingt sein. Aber auch ein echter Unterschied zwischen den Reaktionen der Zuckerwassersammler und denen höselnder Bienen ist denkbar. LINDAUER (1955) fand, daß S p u r b i e - n e n auf Wohnungssuche eine mit Melissenöl beduftete Unterkunft beim Tanz auf der Schwarmtraube weniger hoch bewerten als eine duftlose Wohngelegenheit. Das deutet an, daß die Bienen den Duft ätherischer Öle je nach Funktionskreis unterschiedlich bewerten und ihr Werbeverhalten entsprechend verschieden einstellen. Nach TINBERGEN et al. (1942) ist der Samtfalter Eumemis semele L. beim Blütenbesuch farbentüchtig, bei der Balz beachtet er dagegen Farben nicht. Die Autoren beschreiben das Phänomen als reaktionsspezifische "zentrale Farbenblindheit". Entsprechend gibt es bei den Bienen vielleicht eine "handlungsspezifische Geruchsbewertung". Wenn sich die Ergebnisse der Vorversuche mit vergällenden und süßen Geschmacksstoffen (S. 75 f.) erhärten lassen und wenn die Pollensammler diese Substanzen wahrgenommen, im Gegensatz zu Zuckerwasser-

sammeln aber nicht beachtet haben sollten, könnte man analog vielleicht von einer "handlungsspezifischen Geschmacksbewertung" sprechen.

Spurbienen bewerten eine weiter entfernte Wohngelegenheit höher als eine näher gelegene (LINDAUER 1955); bei Zuckerwassersammlern liegt der Bewertungsmaßstab für die Entfernung der Futterquelle gerade umgekehrt (BOCH 1956). Auch die Entfernungsbewertung scheint also "handlungsspezifisch" zu sein.

Die Zellulosesammler erhielten in meinen Versuchen beduftetes Zellulosepulver im Anschluß an unbeduftetes. Vorversuche wiesen darauf hin, daß auch ätherische Duftstoffe die Werbeintensität bei Zellulosesammlern steigern können, wenn sie den Bienen nicht im Anschluß an unbeduftete Zellulose vorgesetzt, sondern in relativer Verstärkung geboten werden. Als ich während eines Vorversuchs den Bienen, die an Pfefferminz-Zellulose sammelten, stärker duftende Zellulose nachfüllte, traten gehäuft Tänze auf. Mit Citronell-Duft erhielt ich den gleichen Effekt. Der Hinweis soll weiter verfolgt werden.

Pollen erkennen die Bienen anscheinend an bestimmten extrahierbaren chemischen Komponenten, möglicherweise neben anderen Faktoren. Ob man diese Stoffe als Attraktivstoffe bezeichnen soll oder darf, hängt von der Definition der Attraktivität ab. "Anlockend" im

strengen Sinn würde man wohl nur eine Futterquelle mit optischen und geruchlichen Reizen nennen.

Bestimmte Eigenschaften der Nahrung, z.B. süßer Geschmack oder günstige mechanische Beschaffenheit, können erst bei direktem Kontakt wahrgenommen werden; sie sind dann aber für die Bienen ebenfalls "attraktiv". Vielleicht sollte man die "Fernattraktivität" von der "Kontaktattraktivität" unterscheiden. (vgl. JACOBSON 1966). Die Faktoren der letzteren bestimmen vielleicht entscheidend die Auslösung des Sammelns und der zugehörigen Werbeaktionen. Welcher Kategorie die Pollen-Attraktivstoffe angehören, bleibt noch zu klären. Sichere Beobachtungen über die Fernanlockung ganz unerfahrener Bienen durch diese Stoffe liegen nicht vor. Vorläufige Befunde (s.S. 74 ff.) sprechen zwar eher für eine Geruchs- als eine Geschmackswirkung bei der Pollen-Attraktivität (vgl. auch LINDAUER 1948, LEVIN u. BOHART 1955, LOUVEAUX 1958); es kann aber auch sein, daß es mehrere Komponenten gibt, die auf verschiedenen Wegen wirken. Die Aufklärung der c h e m i s c h e n Natur dieser Stoffe wird in dieser Frage weiterhelfen. Die Isolierung der Substanzen ist auch die Voraussetzung für sinnvolle elektrophysiologische Versuche an den Riech- und Geschmacksrezeptoren der Bienen (vgl. LACHER u. SCHNEIDER 1963, LACHER 1964).

LOUVEAUX (1958) und HÜGEL (1962) vermuten, daß die Attraktivstoffe in der S t e r i n - Fraktion der

Pollenextrakte zu suchen sind (vgl. auch HÜGEL 1965a, 1965b, HÜGEL et al. 1963, 1964).- Eigene Versuche mit präparativ dünn-schichtchromatographisch aufgetrennten Pollenextrakten (Methode STAHL 1962) brachten keine Bevorzugung einer einzelnen Fraktion durch die Bienen. Die Versuche müssen mit verbesserten Methoden fortgesetzt werden. Bisher schien die Attraktivität bei der Auftrennung verlorenzugehen oder wenigstens stark zu leiden. - Annahmetests mit 33 strukturell bekannten Sterinen und anderen Steroiden, für deren Ausleihe ich Herrn HUMMEL vom Physiologisch-Chemischen Institut Marburg herzlich danke, hatten kein positives Ergebnis. Von einem der getesteten Sterine, dem Sitosterin, ist bekannt, daß es in Maulbeerblättern als Attraktivstoff auf Seidenraupen (*Bombyx moril.*) wirkt (HAMAMURA et al. 1961).

Die bisherigen Untersuchungen anderer Autoren an Pollensammlern wurden meist im Freiland durchgeführt. Die Bienen waren dabei nicht in Beobachtungsstöcken, sondern in gewöhnlichen Kästen mit natürlicher Wabenanordnung untergebracht. Berücksichtigt wurden das Sammelverhalten an den Blüten und die eingetragene Pollenmenge, nach Sammelzeit und Spenderarten aufgeschlüsselt. Die Pollenhöschchen wurden den Sammlern manuell abgenommen (PARKER 1926, BETTS 1920, 1935) oder mit Pollenfallen geerntet (Methode: FARRAR 1934, ECKERT unpubl. und 1942, TODD u. BISHOP 1940, BÖTT-

CHER 1941, 1943). Diesen Untersuchungen (Literatur bei SYNGE 1947, LOUVEAUX 1958, MAURIZIO 1960, PRITSCH 1962, FREE 1964) verdanken wir wichtige Erkenntnisse über das Spektrum der pollenspendenden Pflanzenarten und über Rhythmen des Pollensammelns, die oft nachweislich von Wetterwirkungen auf Pollenspende und Sammler-Aktivität abhängen. So stellte sich heraus, daß es Vormittags-, Nachmittags- und Ganztagspende gibt. Ob sich der Sammelrhythmus ganz nach dem Angebot richtet oder ob ein endogener Rhythmus der Bienen beteiligt ist, müßten Versuche unter konstanten Außenbedingungen klären, die den Untersuchungen HENNETTs und HENNERS (1963) an Zuckerwassersammlern entsprechen.

LOUVEAUX (1958) und FREE (1965, 1967), die mit der Pollenfallenmethode arbeiteten, fanden nach entsprechenden Eingriffen im Stock, daß die Anwesenheit von vor allem junger Brut sehr entscheidend für die Menge des eingetragenen Pollens ist (vgl. auch FILMER 1932, FUKUDA 1960). Allerdings kann auch ein brutloses Volk noch über lange Zeit geringe Mengen Pollen eintragen (LOUVEAUX 1954, 1955, 1958, eigene Beobachtungen). - Die Anwesenheit der Königin hat nach FREE (1967) einen geringen, nach LOUVEAUX einen über die Brut indirekten Einfluß auf das Pollensammeln. Der Geruch der Brut wirkt leicht stimulierend, stärker noch die Kontaktmöglichkeit der Sammler mit solchen Bienen, die ihrerseits mit der Brut Kontakt hatten (FREE 1967). FREE

denkt an die Übertragung eines "Brutpheromons" als eine von verschiedenen Erklärungsmöglichkeiten. Die stärkste positive Wirkung hatte eine direkte Kontaktmöglichkeit der Sammler mit der Brut. - Pollenentnahme (VEPRIKOV 1936) oder Verminderung der Polleneinnahme, z.B. mit Hilfe von Pollenfallen (LINDAUER 1952) löste verstärktes Pollensammeln aus. - FREE (1967) diskutiert die Bedeutung von verbreiteten und freien Pollenzellen als regelndes Moment für den Sammeleifer der Kolonie. Mir fiel auf, daß Pollensammler, die auf die oberen Waben des Beobachtungsstocks liefen, um ihre Höschen abzustreifen, nach dem langen Weg nur noch selten tanzten. - BOCH (1959) hält den Eifer, mit dem die heimkehrende Sammlerin von den Stockgenossinnen inspiziert wird, für einen möglichen Ansporn zum weiteren Sammeln. Vielleicht wird auch die Auslösung der Werbeaktionen durch diesen Faktor mitbestimmt, ähnlich der "sozialen Steuerung des Alarmwerts der Bientänze" bei Zuckerwassersammlern (STECHE 1957, vgl. auch LINDAUER 1948).

Ein wichtiger Faktor der Pollenattraktivität ist wahrscheinlich die mechanische Konsistenz des Höselmaterials (s. Lycopodium-Versuche S. 77). PARKER (1926) beschreibt verschiedene Weisen der Sammeltechnik, die davon abhängen, in welcher Art und Konsistenz der Pollen von der Spenderpflanze dargeboten wird (vgl. SCHREMMER 1967). - Meine eigenen Befunde, besonders diejenigen über die Art der Wahrnehmung (Vorversuche S. 74 ff.), beziehen sich nur auf

trockenes, pulvriges Höselmaterial, wie es etwa dem Pollen der Windblütler entspricht. Es könnte sein, daß der mehr oder weniger klebrige Pollen vieler Insektenblütler auf andere Weise wahrgenommen wird und seine Attraktivität geltend macht. Die Eigenschaften "stau-big" oder "klebrig" werden möglicherweise über Tastreize wahrgenommen. Zu prüfen bleibt auch, ob das Gewicht der Höschen einen Einfluß auf die Werbeaktivität hat.

Die Versuche anderer Autoren mit der Pollenfallenmethode haben gezeigt, daß die einzelnen Pollenpflanzen unterschiedlich stark von den Bienen ausgebeutet werden. Diese Verschiedenheiten einer unterschiedlichen Pollenattraktivität zuzuschreiben, ist wohl nicht ohne weiteres zulässig, da eine Reihe von Faktoren in komplexem Gefüge in die effektiv eingetragene Menge der einzelnen Pollenarten eingehen. Neben Eigenschaften der Pollenquelle sind Außenbedingungen, die Verhältnisse im Stock, Zufälligkeiten in der Reihenfolge der Entdeckung der Futterquellen und im Gefolge die Wirkungen des Sammel- und Werbegeschehens zu nennen. - Die hier beschriebenen Duftstoff-Versuche mit Zellosammlern ergaben, daß sich die Zahl der Sammler vergrößern kann, auch wenn die Einzelbienen keine Anzeichen dafür erkennen lassen, daß die Futterquelle für sie attraktiver wird. Die Beobachtung des Sammelverhaltens einzelner Bienen und des zugehörigen Werbeverhaltens im Stock scheint eine differenziertere Beurteilung der Attraktivität der Futterquelle zu ermöglichen

als die Pollenfallenmethode. Allerdings geht auch in das individuelle Verhalten ein Teil des genannten Faktorengefüges ein. Dazu kommen individuelle Unterschiede zwischen den einzelnen Bienen.

LOUVEAUX (1956, 1958) fand, daß stickstoffreiche Pollenarten meist in größerer Menge gesammelt werden als Arten mit geringem Stickstoffgehalt. Er vermutet, daß die Bienen auf noch ungeklärte Weise den Nährwert des Pollens unmittelbar wahrnehmen. Ergebnisse von LEVIN u. BOHART (1955) und WAHL (1966) stehen im Widerspruch zu dieser Vorstellung. Daß die Attraktivstoffe nicht mit den Proteinen, den Hauptnährstoffen des Pollens, identisch sind, machen die Ergebnisse von LOUVEAUX (1958), HÜGEL (1962) und TABER (1963) und eigene Befunde wahrscheinlich. In der Regel scheint es zwar so zu sein, daß proteinreiche Pollenarten gleichzeitig besonders wirksame Attraktivstoffe oder hohe Attraktivstoff-Konzentrationen besitzen. LOUVEAUX berichtet aber selbst, daß es Ausnahmen von dieser Regel gibt. Die Ursachen für die Korrelation sind wohl in der Wechselwirkung zwischen Pflanze und Insekt bei der phylogenetischen Anpassung der Insektenblütler zu suchen.

WARAKOMSKA u. LOUVEAUX (1964) fanden bei der Mischrasse *Apis mellifica mellifica* x *A.m. ligustica* ein breiteres Spektrum der besuchten Pollenspenderarten als bei den Ausgangsrassen. - Nach LOUVEAUX (1956,

1958, 1966) beuten in Frankreich Bienenvölker südlicher Herkunft solche Pflanzen bevorzugt aus, die früh im Jahr blühen ; Völker nördlicher Herkunft scheinen dagegen auf Spätblüher "adaptiert" zu sein. Das läßt vermuten, daß bei der Auswahl der Pflanzenarten durch die Bienen angeborene und vererbte Verhaltenskomponenten eine Rolle spielen können. Die hier beschriebene Reaktion von pollenfrei aufgezogenen Bienen auf Pollen-Inhaltsstoffe bestärkt die Annahme einer angeborenen Kenntnis der Attraktivstoffe, wenigstens für den geprüften Erlenpollen. Ein weiterer, wenn auch kein eindeutiger Hinweis ist die Tatsache, daß überwinterte Herbstbienen, die den Pollen der frühblühenden Windblütler sammeln, eine individuell erworbene Kenntnis dieser Futterquelle nicht haben können. - Ob allerdings jede Pollenart eigene Attraktivstoffe besitzt oder ob es nur wenige oder nur eine einzige derartige Substanz gibt, müssen weitere Untersuchungen klären.

E Zusammenfassung

1. Die Duftstoffe einiger ätherischer Öle, die nach LINDAUER (1948) und KASCHEF (1957) bei Zuckerwassersammeln Tänze auslösen und die Tanzdauer steigern können, hatten keinen oder höchstens einen sehr geringen positiven Einfluß auf die Werbeaktivität von Bienen, die als Pollen-Surrogat Zellulosepulver sammelten. Geprüft wurden: Citronellöl, Pfefferminzöl, Sternanisöl, Thymianöl, Rosenöl (synthet.), Geraniol.
2. Einmal dressiert, orientieren sich die höselnden Bienen spezifisch am Duft der Zellulose, nicht am Duft der Umgebung.
3. Am bedufteten Platz vergrößerte sich regelmäßig die Zahl der Sammler, auch ohne erkennbar verstärkte Werbung.
4. Mit Ätherextrakten aus Erlenpollen, Haselpollen und einem Pollengemisch konnten - im Gegensatz zur Wirkung ätherischer Duftstoffe - unter sonst gleichen Bedingungen bei Zelloosesammlern lebhafte Tänze ausgelöst werden. Auch der Sammeleifer verstärkte sich deutlich.
5. Die Wirkung von Erlenpollen-Extrakt ist von der Konzentration des Extrakts abhängig.
6. Die Kenntnis der attraktiven Substanzen im Erlenpollen scheint den Bienen angeboren zu sein. Das machen Versuche mit pollenfrei aufgezogenen Bienen wahrscheinlich.

7. In Vorversuchen wurde die Frage angegangen, über welche Sinnesmodalität die Bienen die Pollenattraktivität wahrnehmen.
8. Die Bedeutung anderer Faktoren als der extrahierten Pollenkomponenten für die Auslösung des Pollensammelns und der Werbetänze der Pollensammler werden diskutiert.

F L i t e r a t u r

- ALLEN, M. Delia (1959), The "shaking" of worker honeybees by other workers, *Anim. Behav.* 7, 233-240
- (1965), The ages of worker honeybees (*Apis mellifera* L.) engaged in "fanning" and "shiver dances", *Anim. Behav.* 13, 347
- AUFSESS, Alexandra v. (1960), Geruchliche Nahorientierung der Bienen bei entomophilen und ornithophilen Blüten, *Z. vgl. Physiol.* 43, 469-498
- BEELING, Ingeborg (1931), Beobachtungen über das Pollensammeln der Honigbiene, *Arch. f. Bienenk.* 12, H. 7/8, 76-83
- BENNET, Miriam F., RENNER, M. (1963), The collecting performance of honey bees under laboratory conditions, *Biol. Bull.* 125, 416-430
- BETTS, Anne D. (1920), The constancy of the pollen-collecting bee, *Bee World* 2, 10-11
- (1935), The constancy of the pollen-collecting bee, *Bee World* 16, 111-113
- BOCH, R. (1956), Die Tänze der Bienen bei nahen und fernen Trachtquellen, *Z. vgl. Physiol.* 38, 136-167
- (1959), Food handling by honey bees within the hive, Symposium on food gathering behavior of Hymenoptera, 7th Ann. Mtg. Ent. Soc. Amer., 12-16
- BOCH, R., SHEARER, D. A. (1962), Identification of

- Geraniol as the active component in the Nassanoff
Pheromone of the honeybee, Nature (Lond.) 194,
704-706
- ,- (1963), Production of geraniol by honey bees of
various ages, J.Ins. Physiol. 9 (4), 431-434
- ,- (1965), Attracting honeybees to crops which re-
quire pollination, Amer. Bee J. 105 (5), 166-167
- BORELL du VERNAY, W. von (1942), Assoziationsbildung
und Sensibilisierung Tenebrio, Z. vgl.Physiol. 30,
84-116
- BÖTTCHER, F. K. (1941), 1/3 Zentner Pollen geerntet!
Mein neues Pollenerntegerät, Leipz. Bienenztg. 56,
22
- (1943), Mein Pollengerät und seine Bedeutung für die
Bienenzucht, D. Imkerführer 17,44
- BUTLER, C. G. (1949), The Honeybee, Oxford
- (1951), The importance of perfume in the discovery
of food by the worker honeybee, Proc. Roy. Soc. B
138, 403-413
- BUTTEL-REEFEN, H.v. (1900), Sind die Bienen Reflexma-
schinen? Leipzig
- (1915), Leben und Wesen der Bienen, Braunschweig
- CASTEEL, D.B. (1912), The behaviour of the honeybee
in pollen collecting, U.S. Dep. of Agric. Bur.Entomol.,
Bull. 121, 36p.

- CUSHING, J.E. (1941), An Experiment on olfactory conditioning in *Drosophila guttifera*, Proc.Nat.Acad. Sci. Wash. 27, 496-499
- DIRSCHEDL, Hannelore (1960), Die Vermittlung des Blütenduftes bei der Verständigung im Bienenstock, Dissert. Naturw. Fak. Univ. München
- DOSTAL, Brigitte (1958), Riechfähigkeit und Zahl der Riechsinneselemente bei der Honigbiene, Z.vgl.Physiol. 41, 179-203
- DOULL, K.M. (1966), The relative attractiveness to pollen-collecting honeybees of some different pollens, J.apic. Res. 5(1), 9-14
- ECKERT, J. E. (1942), The pollen required by a colony of honeybees, J. econ. Ent. 35, 309-311
- ESCH, H. (1961), Über die Schallerzeugung beim Werbetanz der Honigbiene, Z.Vgl. Physiol. 45, 1-11
- (1963), Über die Auswirkung der Futterplatzqualität auf die Schallerzeugung im Werbetanz der Honigbiene (*Apis mellifica*), Zool. Anz. Suppl. 26, 302-309
- FARRAR, C.L. (1934), Bees must have pollen, Gleanings in Beeculture, 62 (5), 176-178
- FILMER, R. S. (1932), Brood area and colony size as factors in activity of pollination units, J.econ. Ent. 25, 336-343
- FISCHER, W. (1957), Untersuchungen über die Riechschärfe der Honigbiene, Z.vgl. Physiol. 39, 634-659
- FLOREY, E. (1954), Experimentelle Erzeugung einer

- "Neurose" bei der Honigbiene, Naturwiss. 41, 171
- FREE, J. B. (1962), The attractiveness of Geraniol to foraging honeybees, J. apic. Res. 1, 52-54
- (1963), The flower constancy of honeybees, J. Anim. Ecol. 32, 119-131
- (1964), The behaviour of honeybees on sunflowers (Helianthus annuus L.), J. appl. Ecol. 1(1), 19-27
- (1965), The allocation of duties among worker honeybees, Symp. Zool.Soc.Lond. No. 14, 39-59
- (1967), Factors determining the collection of pollen by honeybee foragers, Anim.Behav. 15, 134-144
- FREUDENSTEIN, H. (1960), Einfluß der Pollennahrung auf das Bauvermögen, die Wachse drüsen und den Fettkörper der Honigbiene (Apis mell.), Zool. Jb. (Physiol.) 69, 95-124
- FRINGS, H. (1949), The loci of olfactory end-organs in the honey bee, J.exp.Zool. 97, 123-134
- FRISCH, K. v. (1915), Der Farbensinn und Formensinn der Bienen, Zool.Jb. (Physiol.) 35, 1-188
- (1919), Über den Geruchssinn der Bienen und seine blütenbiologische Bedeutung, Zool. Jb. (Physiol.) 37, 1-238
- (1921), Über den Sitz des Geruchssinnes bei Insekten, Zool. Jb. (Physiol.) 38, 1-68
- (1923), Über die "Sprache" der Bienen, eine tier-

- psychologische Untersuchung, Zool.Jb. (Physiol.)
40, 1-186
- (1934), Über den Geschmackssinn der Bienen, Z. vgl.
Physiol. 21, 1-156
- (1942), Die Werbetänze der Bienen und ihre Auslö-
sung, Naturwiss. 30, 269-277
- (1950), Pollen- und Nektarsammeln der Honigbiene
(Film), Institut für den wissenschaftlichen Film
Göttingen, Nonnenstieg, Hochschulfilm c 606
- (1965), Tanzsprache und Orientierung der Bienen,
Berlin - Heidelberg - New York
- FRISCH, K. v., RÖSCH, G.A. (1926), Neue Versuche über
die Bedeutung von Duftorgan und Pollenduft für die
Verständigung im Bienenvolk, Z.vgl. Physiol. 4, 1-21
- FUKUDA, H (1960), Some observations on the pollen
foraging activities of the honeybee, *Apis melli-
fera* L. (Preliminary Report), J.Fac.Sci. Hokkaido
Univ. Ser. VI. Zool. 14(3), 381-386
- GERSTUNG, F. (1921), Der Bienenstock und seine Zucht, Berlin
- GILDEMEISTER, E., HOFFMANN, F. (1956-1966), Die äthe-
rischen Öle 4. Aufl., Berlin
- HAMAMURA, Y., HAYASHIYA, K., NAITO, K.-I. (1961), Food
selection by silkworm larvae, *Bombyx mori*. β -sito-
sterol as one of the biting factors, Nature (Lond.)
190, 880-881

- HAMMANN, Eleonore (1957), Wer hat die Initiative bei den Ausflügen der Jungkönigin, die Königin oder die Arbeiterinnen? *Ins. soc.* 4, 91-106
- HAYDAK, M.H. (1929), Some new observations of the bee life, *Cesky Včelář* 63, 133-135
- (1945), The language of the honeybee, *Amer. Bee.J.* 85, 316-317
- HEIN, G. (1959), Über richtungsweisende Bientänze bei Futterplätzen in Stocknähe, *Experientia* (Basel) 6, 142-145
- (1954), Der Rucktanz als wesentlicher Bestandteil der Bientänze, *Experientia* (Basel) 10, 23-24
- HODGES, Dorothy (1952), The pollen loads of the honeybee, *B.R.A. Ltd. London*
- HOFFMANN, Elisabeth, KÖHLER, F., WITTEKINDT, W. (1956), Photographische Methode zur Aufzeichnung der Tanzfiguren bei der Honigbiene, *Naturwiss.* 43, 405-406
- HÜGEL, Marie-France (1962), Etude de quelques constituants du pollen, *Ann.Abeille* 5(2), 97-133
- (1965 a), Composition et propriétés du pollen: revue des travaux récents, *Ann. Abeille* 8 (4), 299-307
- (1965b), Sur les sterols du pollen, *Ann. Abeille* 8 (4), 309-315
- HÜGEL, Marie-France, VETTER, W., AUDIER, H., BARBIER, M., LEDEKER, E. (1963), Analyse des Sterols du Pollen par Spectrometrie de Masse, *Phytochemistry* 1964, 3, 7-16

- HÜGEL, Marie-France, BARBIER, M., LEDERER, E. (1964),
Sur le Pollinasterol, nouveau sterol du pollen,
Bull. Soc. Chim. France 2012-2013
- JACOBSON, M. (1966), Chemical insect attractants and
repellents, Ann. Rev. Entom. 11, 403-422
- JOHNSON, D.L., WENNER, A.M. (1966), A relationship be-
tween conditioning and communication in honeybees
Anim. Behav. 14 (2/3), 261-265
- KALMUS, H. (1954), The clustering of honeybees at a
food source, Brit.J.Anim.Behav. 2, 63-71
- KALMUS, H., RIBBANDS, C.R. (1952), The origin of
odours by which honeybees distinguish their com-
panions, Proc. roy. Soc. B. 140, 50-59
- KAPPEL, Irmgard (1953), Die Form des Saffhalters als
Anreiz für die Sammeltätigkeit der Bienen, Z. vgl.
Physiol. 34, 539-546
- KASCHEF, A.H. (1957), Über die Einwirkung von Duft-
stoffen auf die Bientänze, Z. vgl. Physiol. 39,
562-576
- KUNZE, G. (1933), Einige Versuche über den Antennen-
geschmackssinn der Honigbiene, Zool. Jb.(Physiol.)
52, 465-512
- LACHER, V. (1964), Elektrophysiologische Untersuchun-
gen an einzelnen Rezeptoren für Geruch, Kohlen-
dioxid, Luftfeuchtigkeit und Temperatur auf den
Antennen der Arbeitsbiene und der Drohne (Apis

- mellifica* L.), Z.vgl. Physiol. 48, 587-623
- LACHER, V., SCHNEIDER, D. (1963), Elektrophysiologischer Nachweis der Riechfunktion von Porenplatten (Sensilla placodea) auf den Antennen der Drohne und der Arbeitsbiene (*Apis mellifica* L.), Z. vgl. Physiol. 47, 274-278
- LECOMTE, J. (1957), Sur le marquage olfactif des sources de nourriture par les abeilles butineuses, C.R.Acad. Sci., Paris, 245, 2385-2387
- LEVIN, M.D., BOHART, G.E. (1955), Selection of pollens by honeybees, Amer. Bee J. 95, 392-393, 402
- LIENERT, G.A. (1961), Testaufbau und Testanalyse, Weinheim (J.Beltz)
- LINDAUER, M. (1948), Über die Einwirkung von Duft- und Geschmacksstoffen sowie anderer Faktoren auf die Tänze der Bienen, Z.vgl. Physiol. 31, 348-412
- (1952), Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat, Z. vgl. Physiol. 34, 299 -345
- (1955), Schwarmbienen auf Wohnungssuche, Z. vgl. Physiol. 37, 263-324
- LORENZ, K. (1961), Phylogenetische Anpassung und adaptive Modifikation des Verhaltens, Z. Tierpsychol. 18 (2), 139-187
- LOUVEAUX, J. (1950), Observations sur la déterminisme de la récolte du pollen par les colonies d'abeilles, C. R.Acad. Sci., Paris 231, 921-922

- (1954), Etudes sur la récolte du pollen par les
abeilles, L'Apiculteur (Sec.Sci.) 98 (12), 43-50
- (1955), Introduction à l'étude de la récolte du
pollen par les abeilles, Physiol. comp. et Oecol.
4, 1-54
- (1956), Remarques sur les facteurs conditionnant
le choix par les abeilles (*Apis mellifica* L.) des
plantes leur fournissant du pollen, C.R.Acad.Sci.,
Paris, 242, 2994-2996
- (1958), Recherches sur la récolte du pollen par
les abeilles (*Apis Mellifica* L.), Thèse, Paris
- (1966), Les modalités de l'adaptation des abeilles
(*Apis mellifica* L.) au milieu naturel
Annls. Abeille 9(4), 323-350
- LUNDIE, A.E. (1925), The flight activities of the
honeybees, U.S. Dept.Agr., Bull. 1328, 37pp
- MARSHALL, J. (1935), On the sensivity of the chemo-
receptors on the antenna and fore-tarsus of the
honeybee, *Apis mellifica* L., J. exp. Biol. 12, 17-26
- MAURIZIO, Anna, (1949), Pollenanalytische Untersu-
chungen an Honig und Pollenhöschchen, Beih. Schweiz.
Bienen-Ztg. 2(18), 320-455
- (1951), Prüfung von Pollenersatzmitteln, Schweiz.
Bienen-Ztg. 74 (3), 111-118
- (1953), Weitere Untersuchungen an Pollenhöschchen,
Beih. Schweiz. Bienen-Ztg. 2(20), 485-556

- (1954), Pollenernährung und Lebensvorgänge bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.), Landw. Jb. d. Schweiz, 68/2, 115-182
- (1960), Bienenbotanik, in: A. BÜNDEL u. E. HEROLD, Biene und Bienenzucht, 68-104, München
- MILUM, V.G. (1947), Grooming dance and associated activities of the honeybee colony, Illinois Acad. of Sc. Transactions 40, 194-196
- (1955), Honey bee communication, Amer. Bee J. 95, 97-104
- MINNICH, D.E. (1932), The contact chemoreceptors of the honey bee *Apis mellifera* Linn., J.exp. Zool. 61, 375-393
- MORGENTHAUER, O. (1949), Ein "Putz-Tanz" der Bienen, Schweiz. Bienen-Ztg. 85, 198-199
- NEUHAUS, W., WOHLGEMUTH, R. (1961), Hochfrequenz-Filmaufnahmen flüchelnder und fliegender Bienen, Res. Film 4 (1), 38-41
- NYE, W.P. (1962), Observations on the behaviour of bees in a controlled-environment room, J.apic.Res. 1, 28-32
- OETTINGEN-SPIELBERG, Therese zu (1949), Über das Wesen der Suchbiene, Z.vgl. Physiol. 31, 454-489
- PARKER, R.L. (1926), The collection and utilization of pollen by the honeybee, Cornell University Memoir 98

- PERCIVAL, Mary (1947), Pollen collection by *Apis mellifica*, *The new Phytol.* 46 (1), 142-173
- PFANZAGL, J. (1966), *Allgemeine Methodenlehre der Statistik*, Berlin (Gruyter & Co., Samml. Göschen 747, 747a), 2 Bde.
- POHL, F. (1929), *Beziehung zwischen Pollenbeschaffenheit, Bestäubungsart u.a.*, *Beih. Bot. Cbl.* 46, 247-285
- PORSCH, O. (1954), *Geschlechtsgebundener Blütenduft*, *Österr. Bot. Z.* 101 (4), 359-372
- (1956), *Windpollen und Blumeninsekt*, *Österr. Bot. Z.* 103 (1), 1-18
- PRITSCH, G. (1962), *Untersuchung des Pollenangebots im Bienenflugkreis der Abteilung Bienenkunde, Hohen Neuendorf*, *Arch. Geflügelz. Kleintierk.* 11 (5/6), 363-371
- RENNER, M. (1955), *Über die Haltung von Bienen in geschlossenen, künstlich beleuchteten Räumen*, *Naturwiss.* 42, 539 - 540
- (1959) *Über ein weiteres Versetzungsexperiment zur Analyse des Zeitsinnes und der Sonnenorientierung der Honigbiene*, *Z. vgl. Physiol.* 42, 449-483
- RIBBANDS, C.R. (1954), *Communication between honeybees. I. The response of crop-attached bees to the scent of their crop*, *Proc. roy. Entom. Soc. London (A)* 29, 141-144

- (1955), The scent perception of the honeybee,
Proc. roy. Soc. B 143, 367-379
- RÖSCH, G.A. (1925), Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat, Z.vgl. Physiol. 2, 571-631
- SCHANTZ, M. v. (1962), Trennung und Identifizierung der Bestandteile einiger ätherischer Öle durch Dünnschicht-Chromatographie, Farmasseutinen Aikakauslehti 2, 52 - 88
- SCHICK, W. (1953), Über die Wirkung von Giftstoffen auf die Tänze der Bienen, Z. vgl. Physiol. 35, 105-128
- SCHIFFERER, Gertraud (1952), Über die Entfernungsangabe bei den Tänzen der Bienen, Lehramtsarbeit naturw. Fak. Univ. München.
- SCHMID, J. (1964), Zur Frage der Störung des Bienen-gedächtnisses durch Narkosemittel, zugleich ein Beitrag der Störung der sozialen Bindung durch Narkose, Z. vgl. Physiol. 47, 559-595
- SCHNEIDER, F. (1949), Über die Vergiftung der Bienen mit Dinitrokresol, Mitt. Schweiz. Entomol. Gesellsch. 22, 293-308
- SCHREMMER, F. (1967), Beobachtungen über das Sammeln von Windpollen durch die Honigbiene, Allg. Deutsche Imkerztg. 1 (5), 151-154
- SCHWARZ, R. (1955), Über die Riechschärfe der Honigbiene, Z. vgl. Physiol. 37, 180-210
- SHAPOSHNIKOVA, N.G. (1959), The comparative signifi-

- cance of two ways of food - scent transfer into the hive (on the body and in the honey sac) in the recruiting activity of honeybees, (Russ., Engl. Summary), Ent. Obozr. 38 (3), 523-528
- SHMETKOV, M.F. (1957), Feeding pollen substitutes in greenhouses, (Russ.) , Pchelovodstvo 34 (2), 17-20
- (1960), Pollination activity of bees in greenhouses, (Russ.), Pchelovodstvo 37 (1), 28-31
- SLADEN, F.W.L. (1911), How pollen is collected by social bees, and the part played in the process by the auricle, British bee J. 39, 491-493
- (1912 a), Further notes on how the corbicula is loaded with pollen, Brit. Bee J. 40, 144
- (1912 b), How pollen is collected by the honeybee, Nature 88, 586-587
- (1912 c), Pollen collecting, Brit. Bee J. 40, 164
- STAHL, E. (1962), Dünnschicht-Chromatographie, Berlin-Göttingen- Heidelberg
- STECHE, W. (1957), Soziale Steuerung des Alarmwertes der Bientänze, Naturwiss. 44, 597-598
- STEINHOFF, Hildtraut (1948), Untersuchungen über die Haftfähigkeit von Duftstoffen am Bienenkörper, Z. vgl. Physiol. 31, 38-57
- STEVENSON , J.H. (1966), A method of obtaining active

- worker honeybees in winter for experimental use,
J. apic. Res. 5(1), 63-64
- SYNGE, ann D. (1947), Pollen collection by honeybees
(*Apis mellifera*), J. Anim. Ecol. 16, 122-138
- TABER, S. (1963), zit. nach: Vollständige Texte der
Vortraege beim XIX. Apimondia-Kongress in Prag 1963,
II. Teil, Hrg. vom Ministerium für Land-, Forst-
u. Wasserwirtschaft in Prag 1964
- THORPE, W.H. (1939), Further studies on pre-imaginal
olfactory conditioning in insects, Proc. Roy. Soc.
Lond. (B) 127, 424-433
- TINBERGEN, N., MEEUSE, B.J.D., BOBREMA, L.K., VAROS-
SIEAU, W.W. (1942), Die Balz des Samtfalters, *Eumenis*
(*Satyrus*) *semele*, Z. Tierpsychol. 5, 182 - 226
- TODD, F.E., BISHOP, R.K. (1940), Trapping honeybee-
gathered pollen and factors affecting yield, J.
econ. Entom. 33, 866-870
- TURNER, C.H. (1910), Experiments on color-vision of
the honey-bee, Biol. Bull. 19, 257-279
- VEPRIKOV, P.N. (1936), Die Bestäubung der landwirt-
schaftlichen Kulturpflanzen, Moskau (Sel'skogis)
- WAHL, O. (1954), Untersuchungen über den Nährwert von
Pollenersatzmitteln für die Honigbiene, Ins. soc. 1
(3), 285-292
- (1963), Vergleichende Untersuchungen über den Nähr-
wert von Pollen, Hefe, Sojamehl und Trockenmilch

- für die Honigbiene (*Apis mellifica*), Z. Bienenforsch.
6, 209-280
- (1966), Besitzen höselnde Bienen einen Spürsinn
für den Nährwert des Sammelgutes?, Z. Bienen-
forsch. 8, 229-235 (Maurizio-Festschrift)
- WARAKOMSKA, Z., LOUVEAUX, J. (1964), Recherches sur
les variations du comportement de butinage chez
des colonies d'abeilles de races différentes,
Annls. Abeille 7 (3), 217-231
- WEAVER, N., WEAVER, E.C., LAW, J.H. (1964), The at-
tractiveness of citral to foraging honeybees,
Progr. Rep. Texas agric. Exp. Sta. No. 2324 (7 pages)
- WEBER, Erna, (1956²), Grundriß der biologischen Sta-
tistik, Jena (Gustav Fischer)
- WENNER, A.M. (1962), Sound production during the
waggle dance of the honey bee, Anim. Behav. 10,
79-95
- WITTEKINDT, W. (1960a), Vergleichende Untersuchungen
der Tanzformen und rhythmischen Bewegungsweisen
nicht geflogener und ausgeflogener Sammelbienen bei
deren Nahrungserwerb im geschlossenen Stock, Diss.
Landw. Fak. Bonn, Forsch. u. Berat. A9, 91-94
- (1960 b), Schwänzelbewegungen als Ausdruck gesteig-
ter Erregung innerhalb des Tanzverhaltens der
Honigbiene, Naturwiss. 47, 335-336.

Lebenslauf

Am 12.1.1940 wurde ich als Sohn des Bankangestellten Adam Hohmann und seiner Ehefrau Marie, geb. Becker, in Marburg/Lahn geboren. Nach 4 Jahren in der Volksschule in Nassenerfurth (Krs. Fritzlar-Homberg) und 3 Jahren in der Realschule Borken (Bez.Kassel) besuchte ich 6 Jahre lang das Gymnasium in Homberg (Bez.Kassel), wo ich 1960 das Abitur bestand. Für die letzten 3 Schuljahre wählte ich den mathematisch-naturwissenschaftlichen Zweig. Von 1960 an studierte ich in Marburg Biologie, Psychologie und Germanistik.

Meine akademischen Lehrer waren die Professoren und Dozenten: Abendroth, Allemann, Becker, Berendes, Berger, Cleffmann, Dimroth, Döpp, Dorer, Drawert, Düker, Engel, Froese, Gäbe, Goossens, Grabowski, Heike, Heilfurth, Henssen, Heussner, Kellner, Kessel, Kessler, Kunz, Lüdtke, Mahr, Mattes, Minis, Nipkow, Oppel, Pfeil, v.Polenz, Reich, Rösch, Ruprecht, Schmitt, Schmitthals, Schröder, Seidel, Seidelmann, v.Stosch, Usener, Wahl, Walcher, Weisweiler, Wendt, Winkler, Witzel.

Ihnen allen bin ich zu großem Dank verpflichtet.

